Google

This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at http://books.google.com/

Google

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.

+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.

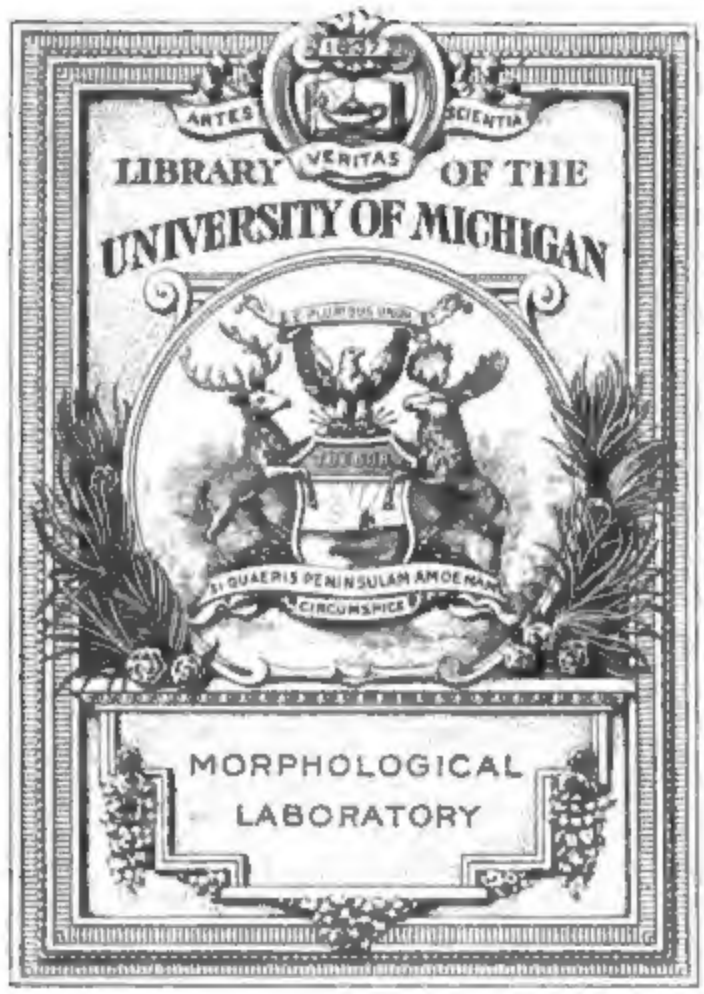
+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.

+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter http://books.google.com durchsuchen.

A 3 9015 00383 098 4
University of Michigan - BUHR


ANTES
VERITAS
SCIENTIA
LIBRARY OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN
SI QUAERIS PENINSULAM AMOENAM
CIRCUMSPICE
MORPHOLOGICAL
LABORATORY

F T

ilschaft

ıd.

ıd.

im Texte.

ischer

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Fünfundzwanzigster Band.

Neue Folge, Achtzehnter Band.

Mit 25 Tafeln und 8 Abbildungen im Texte.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer

1891.

Inhalt.

Seite

Lang, Arnold, Zum Verständnis der Organisation von Cephalodiscus dodecalophus M'Int. 1

Léon, N., Hemidiptera Haeckelii. Mit Tafel I 13

Semon, Richard, Zur Morphologie der bilateralen Wimperschnüre der Echinodermenlarven. Mit Tafel II 16

Beyer, Otto Wilhelm, Der Giftapparat von Formica rufa, ein reduziertes Organ. Mit Tafel III und IV 26

Hamann, Otto, Monographie der Acanthocephalen (Echinorhynchen). Mit Tafel V—XIV 113

Haeckel, Ernst, Plankton-Studien 232

Bernard, Henry, Hermaphroditismus bei Phyllopoden 337

Büsgen, M., Dr., Der Honigtau. Eine biologische Studie an Pflanzen und Pflanzenläusen. Mit Tafel XV und XVI 339

Biedermann, W., Dr., Ueber den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Tiere. Mit Tafel XVII—XXIII 429

Driesch, Hans, Dr., Tektonische Studien an Hydroidpolypen. III. (Schluss) Antennularia. Mit 3 Abbildungen im Texte . . 467

Thiele, Johannes, Die Stammesverwandtschaft der Mollusken. Ein Beitrag zur Phylogenie der Tiere 480

Grieg, James A., Ueber die Tragzeit der Phocaena communis Less. 544

Hamann, Otto, Dr., Neue Cysticerkoiden mit Schwanzanhängen. Mit Tafel XXIV 553

Linstow, v., Dr., Ueber den Bau und die Entwickelung von Taenia longicollis Rud. Ein Beitrag zur Kenntnis der Fischtänien. Mit Tafel XXV 565

Zum Verständniss der Organisation von Cephalodiscus dodecalophus M'Int.

Von

Dr. Arnold Lang,
Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie in Zürich.

Die folgenden Zeilen sind ein erster Nachtrag zu meiner vor zwei Jahren erschienenen Schrift: „Ueber den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere und über den Ursprung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung und Knospung. Jena, Gustav Fischer."

Die Organisation von Cephalodiscus dodecalophus, welche durch die ausführliche Arbeit von M'Intosh [1]) und die sich an dieselbe anschliessenden Bemerkungen von Harmer [2]) nunmehr recht gut bekannt ist, scheint die Resultate, zu denen ich in dieser Schrift gelangt bin, zu bestätigen.

Ich will diese Organisation zunächst in kurzen Zügen darstellen.

Der Körper ist ca. 1 mm lang, annähernd bohnenförmig, bilateral-symmetrisch, hinten abgerundet, vorn steil, fast nach rückwärts, abfallend. Die wichtigsten äußerlich zu unterscheidenden Organe finden sich auf dieser vorn abfallenden Fläche, während sich am ganzen übrigen Körper nur ein Organ zeigt, nämlich ein Stiel und Fuss, der sich vor dem abgerundeten Hinterrande des

---

1) Report on Cephalodiscus dodecalophus, M'Intosh, a new type of the Polyzoa, procured on the voyage of H. M. S. Challenger in Zool. Chall. Exp., Part. LXII, 1887.

2) Appendix, ibid.

Körpers auf der Bauchseite erhebt. Der Stiel ist je nach seinem Kontraktionszustande verschieden gestaltet, er ist immer kleiner als der Körper, cylindrisch, häufig unter einem spitzen Winkel mit dem Körper nach vorn gerichtet. Sein freies, oft abgeflachtes Ende, an dem die Hypodermis verdickt ist, mag beim lebenden Tier die Rolle eines Saugnapfes oder einer Haftscheibe spielen.

An der am meisten nach vorn vorragenden Stelle des Körpers, nämlich am vordersten Ende der Rückenseite, liegt der After. Etwas hinter dem Vorderende der Bauchseite liegt der Mund. Zwischen beiden findet sich die erwähnte steil abfallende Fläche, welche ich als Interstomalregion bezeichnen will. Die Linie zwischen Mund und After ist die interstomale Mittellinie.

In der Interstomalregion oder in ihrer nächsten Nähe liegen folgende Teile: 1) die präorale Mundscheibe mit ihren beiden Poren, 2) das Centralnervensystem, 3) die 12 gefiederten Tentakel, 4) die Mündungen der beiden Eileiter, 5) die postorale Lamelle, 6) die 2 postoralen Poren der Leibeshöhle, 7) die 2 Kiemenspalten.

Die Mundscheibe ist eine große, dünne Platte, welche vermittelst eines ziemlich kurzen Stiels sich unmittelbar vor dem Munde auf der Interstomalregion erhebt. Die freie Fläche der Platte oder Scheibe, an welcher die Hypodermis enorm verdickt ist, ist ventralwärts gerichtet.

Das Centralnervensystem liegt in der Hypodermis ungefähr in der Mitte der Interstomalregion. Wenn der Mund hinter und unter dem Stiel der Mundscheibe liegt, so befindet sich das Centralnervensystem dem Munde gerade gegenüber, dorsalwärts an der Basis des Stieles der Mundscheibe.

Zwölf Tentakel erheben sich dorsalwärts an der Basis des Stieles der Mundscheibe, sechs zur Rechten und sechs zur Linken des Centralnervensystems, welches sich in die dorsale Hypodermis dieser Tentakel hineinerstreckt. Die Tentakel sind von ansehnlicher Größe, einer Vogelfeder ähnlich zweizeilig gefiedert, am freien Ende geknöpft.

Zwei symmetrisch zur interstomalen Mittellinie gestellte Poren durchbrechen den vordersten Teil des Centralnervensystems und setzen die Leibeshöhle der Mundscheibe in Kommunikation mit der Außenwelt.

In der Gegend zwischen Centralnervensystem und After liegt

jederseits eine Öffnung, die Mündung des Eileiters der betreffenden Seite.

Schon außerhalb der Interstomalregion, doch in nächster Nähe derselben, finden sich noch folgende Teile:

Unmittelbar hinter dem Munde, von der Mundscheibe bedeckt, hängt ventralwärts und seitlich eine dünne Lamelle schürzenartig vom Körper herunter, die postorale Lamelle (Operculum HARMER's). In dem hinteren Winkel, den diese Lamelle mit dem Körper bildet, findet sich rechts und links ein Porus, der in die paarige mittlere Leibeshöhle führt, von der wir nachher noch sprechen werden, und dicht hinter diesen beiden Poren, ebenfalls noch von den Seitenteilen der postoralen Lamelle überragt, führen zwei Kiemenspalten von außen in den pharyngealen Abschnitt des Darmkanals.

Muskulatur. Von der Gegend des Mundes verlaufen Längsmuskelfasern an der Bauchseite nach hinten und treten in den Stiel ein. Ebenso finden sich Muskeln im Stiele der Mundscheibe und strahlen vom Stiele aus an die letztere aus.

Leibeshöhle. An einer jungen Knospe erscheint der Körper durch zwei Ringfurchen in drei Abschnitte geteilt, einen vorderen, einen mittleren und einen hinteren. Jeder dieser drei Abschnitte besitzt eine besondere Leibeshöhle. Der vorderste Abschnitt, aus dem die Mundscheibe hervorgeht, besitzt eine unpaare Leibeshöhle, in welche sich vom mittleren Abschnitt her ein kurzes Divertikel des Darmes hineinerstreckt. Der mittlere sowohl als der hintere Abschnitt besitzt je eine paarige Leibeshöhle, indem die beiden seitlichen Hälften durch Mesenterien geschieden sind. Die Grenze zwischen dem mittleren und dem hinteren Körperabschnitt, welcher letztere zum größten Theil des Körpers des erwachsenen Thieres wird, wird später undeutlich. Die Leibeshöhle des mittleren Abschnittes erhält sich beim erwachsenen Tier in der postoralen Lamelle und in der Gegend des Centralnervensystems und der gefiederten Tentakeln, in welche sie sich fortsetzt. Die Leibeshöhle des hinteren Abschnittes birgt beim erwachsenen Thier den ganzen Darmkanal und die Ovarien, durch welche Organe sie fast ganz erfüllt wird, und setzt sich in den Stiel fort.

Der Darmkanal bildet in dem Körper eine Schlinge mit einem nach hinten verlaufenden ventralen Schenkel, in den der Mund führt, und einem nach vorn verlaufenden dorsalen Schenkel, der vorn durch den Anus wieder nach außen mündet. Was das speziellere Verhalten anbetrifft, so führt der Mund zunächst in

einen als Pharynx bezeichneten Abschnitt, der durch die erwähnten zwei Kiemenspalten mit der Außenwelt kommuniziert. Ein dünnes Divertikel erstreckt sich vom Pharynx aus unterhalb des Nervensystems nach vorn in den Stiel der Mundscheibe. Auf den Pharynx folgt zunächst ein Oesophagus und dann der sehr geräumige Magen oder Magendarm, der bei weitem den größten Teil der Leibeshöhle des Körpers ausfüllt. Da, wo sich der Stiel an den Körper ansetzt, geht der Magen in einen engeren Darmabschnitt über, welcher unmittelbar hinter dem Magen in die Höhle steigt und dann, nach vorn umbiegend, auf der Rückenseite nach vorn zum After verläuft.

Geschlechtsorgane. Männliche Geschlechtsorgane wurden nicht beobachtet. Die weiblichen bestehen aus zwei Ovarien, die im vorderen Körperteil liegen und sich in zwei stark pigmentierte Oviducte fortsetzen, welche durch schon erwähnten Geschlechtsöffnungen nach außen münden.

Fortpflanzung. Außer in geschlechtlicher Weise durch Eier pflanzt sich Cephalodiscus noch auf ungeschlechtlichem Wege durch Knospung fort. Die Knospen bilden sich stets am Stiel nahe an dessen freiem Ende. Fast alle erwachsenen Individuen besitzen 1—3 Knospen am Stiel.

Welches mögen wohl die Verwandtschaftsverhältnisse des interessanten Organismus sein, dessen Organisation in vorstehenden Zeilen auf Grund der Arbeiten von M'Intosh und Harmer skizziert worden ist.

Harmer hält Cephalodiscus für einen nahen Verwandten von Balanoglossus[1]). Er hebt die Uebereinstimmung beider Thierformen in folgenden Punkten hervor:

1. Der Körper zerfällt in Eichel, Kragenregion und Rumpfregion („proboscis, collar and trunk"). Diese Regionen sind bei Cephalodiscus an der jungen Knospe deutlich zu erkennen.

---

1) Harmer vergleicht mit der Eichel oder dem Rüssel von B. die Mundscheibe von C., mit dem Kragen von B. diejenige nicht scharf abgegrenzte Region von C., in welcher das Centralnervensystem liegt, welche die Tentakeln und die postorale Lamelle trägt. Es bildet diese Region einen schief von vorn und oben aus der Gegend zwischen Mund und After nach unten hinter den Mund ziehenden Gürtel. Dem Rumpfe von Balanoglossus vergleicht H. den übrigen Körper von Cephalodiscus.

2. Vorhandensein einer unpaaren Leibeshöhle in der Eichel und von paarigen Leibeshöhlen im Kragen und im Rumpfe.

3. Poren, welche in die Leibeshöhle der Eichel führen (bei Balanoglossus Kupfferi sind diese Poren wie bei Cephalodiscus paarig).

4. Poren, welche eine Verbindung der Außenwelt mit der Leibeshöhle der Kragenregion herstellen. Die äußeren Oeffnungen dieser Poren werden vom Operculum überdeckt. (HARMER vergleicht die post-orale Lamelle von Cephalodiscus mit dem sogenannten Operculum von Balanoglossus.)

5. Kiemenspalten. Ein Paar zeitlebens bei C., ein Paar während einer ziemlich langen Periode des Embryonallebens. Gleiche Beziehungen dieser zwei Kiemenspalten zum Operculum und zu den äußeren Oeffnungen der Kragenporen.

6. Vorhandensein eines Divertikels des Darmkanals, welches sich nach vorn in den Eichelstiel hinein erstreckt. (HARMER nennt dieses Divertikel, wie BATESON das entsprechende Divertikel von Balanoglossus, „Notochord".)

7. Das Centralnervensystem liegt dorsal in der Kragenregion, erstreckt sich aber auch auf die Eichelregion. Es liegt in der Hypodermis.

Ich möchte die HARMER'sche Ansicht von der Verwandtschaft des Cephalodiscus mit Balanoglossus vorläufig acceptieren. Es handelt sich für mich nun aber darum, nicht die übereinstimmenden, sondern diejenigen Punkte der Organisation hervorzuheben, in welchen Cephalodiscus von Balanoglossus abweicht.

Die wichtigsten dieser Punkte dürften folgende sein:

1. Die vorderständige Lage des Afters und die damit zusammenhängende Schlingenbildung des Darmkanales.

2. Überhaupt die Ansammlung der wichtigsten äußeren Organe (abgesehen vom Fuß oder Stiel) am vordersten Körperteil.

3. Das Vorhandensein eines Tentakelapparates, bestehend aus 12 gefiederten Tentakeln.

4. Das Vorhandensein des Fußes oder Stieles.

5. Das Vorkommen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Knospung.

6. Die geringe Zahl von Kiemenspalten und Geschlechtsorganen.

7. Die Körpergestalt im Allgemeinen und die Form der Eichel im Besonderen.

8. Das Fehlen eines Blutgefäßsystems.

In meiner Schrift über den Einfluß der festsitzenden Lebensweise bin ich zu der Ansicht gekommen, daß diese Lebensweise hauptsächlich dann, wenn sie, wie dies oft der Fall ist, mit der tubicolen kombiniert ist, sehr häufig folgende Erscheinungen nach sich zieht oder mit sich bringt.

1. Eine vorderständige Lage des Afters und damit zusammenhängende Schlingenbildung des Darmkanales.

2. Überhaupt eine Ansammlung der wichtigsten äußeren Organe und der äußeren Öffnungen innerer Organe am vorderen (freistehenden oder aus der Röhre hervorragenden) Körperende.

3. Die Ausbildung eines Tentakelapparates, der im Dienste der Nahrungsaufnahme und Respiration steht und Sitz des Tastgefühls ist.

4. Die Ausbildung eines Fußes oder Stieles.

5. Großes Regenerationsvermögen und damit im Zusammenhang die Neigung zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Teilung oder Knospung.

6. Eine Neigung zur Vereinfachung der Gesamtorganisation.

7. Eine Anpassung der äußeren Gestalt an die ganz speziellen äußeren Verhältnisse und nicht selten eine Neigung zur strahlenförmigen Anordnung äußerer Körperteile.

8. Besondere Einrichtungen zum Schutze und zur Stütze. Bei tubicolen Formen gelangen sehr häufig Einrichtungen zum Verschlusse oder zum Schutze der Öffnung der Röhre zur Ausbildung.

Für die Begründung dieser 8 Punkte verweise ich auf meine citirte Schrift.

Vergleichen wir die erste Reihe von 8 Sätzen, in der ich diejenigen Verhältnisse zusammengestellt habe, durch welche Cephalodiscus sich von Balanoglossus unterscheidet, mit der zweiten Reihe von 8 Sätzen, in welcher ich den Einfluß der festsitzenden und tubicolen Lebensweise charakterisiert habe, so springt die große Übereinstimmung ohne weiteres in die Augen. Die Sätze 1—5 der ersten Reihe sind identisch mit den Sätzen 1—5 der zweiten Reihe.

Sind die letzteren richtig, so müssen wir behaupten: Die Organisation von Cephalodiscus ist so beschaffen, daß wir, auf sie allein gestützt, auf eine festsitzende und tubicole Lebensweise dieser Tierform zurückzuschließen berechtigt sind. Acceptieren wir die HARMER'sche Ansicht von der Verwandtschaft von Cephalodiscus mit Balanoglossus, so müssen wir sagen, **Cephalodiscus muß ein an die festsitzende und tubicole Lebens-**

weise angepaßter Verwandter von Balanoglossus sein.

Einige Sätze der ersten und zweiten Reihe sollen weiter unten noch näher beleuchtet werden.

Ich gehe nun zu der Mitteilung der Thatsachen über, welche über die biologischen Verhältnisse von Cephalodiscus bekannt sind. Die Tierform wurde nicht lebend beobachtet. Sie wurde in der Magellanstraße, Station 311 der Challengerexpedition, aus einer Tiefe von 245 Faden zu Tage gefördert. Boden: „blue mud". Das Netz war mit einer großen Masse von Hemiaster, ferner mit Venus und vielen zusammengesetzten Ascidien erfüllt.

Viele Exemplare von Cephalodiscus leben zusammen in einem verzweigten und anastomosierenden System von Röhren, in einem „Coenoecium", das von M'Intosh genau beschrieben und abgebildet worden ist. Ich wiederhole die wichtigsten Teile der Beschreibung. „Bei oberflächlicher Betrachtung könnte das Coenoecium fälschlich für eine Meerespflanze gehalten werden, da es ein vielverzweigtes fucusartiges Gefüge hat, halb durchsichtig und von hellbrauner Farbe ist. Die ganze Oberfläche des Coenoecium ist mit spitzen stachelartigen Fortsätzen besetzt, die aus demselben harten Sekrete bestehen, wie das Coenoecium selbst, und dieses ist hier und da von rundlichen Öffnungen durchbrochen. Die Dicke der cylindrischen oder abgeflachten Röhren variiert zwischen 4 und 15 mm. Das ganze Coenoecium war in einem Fall gegen 9 Zoll lang und 5—6 Zoll breit. Seine Stämme sind hier und da durch Pfeiler an der Unterlage befestigt. Die rundlichen Öffnungen liegen mit Vorliebe an der Basis der stachelartigen Fortsätze und führen ins Innere der Stämme, welche ein zelliges oder schwammiges Gefüge haben, indem sie in ihrer ganzen Ausdehnung durchsetzt sind von einem unregelmäßigen System weiter Kanäle und rundlicher Höhlen, die von Pfeilern, Brücken und Bogen durchquert werden." Die Wandung besteht aus zahlreichen Lagen eines durchsichtigen, sehr dünnen Sekretes, und M'Intosh hält es für zweifellos, daß sie von den Tieren selbst abgeschieden wird. Das Coenoecium wird durch Salpetersäure und Kali causticum zuerst nicht angegriffen; bei verlängerter Einwirkung von Salpetersäure wird es aber gebleicht und weicher. In dem Coenoecium leben zahlreiche Exemplare von Cephalodiscus zusammen, die nach der Ansicht M'Intosh's frei in den Hohlräumen desselben sich herumbewegen und dasselbe verlassen können. M'Intosh glaubt, daß sich die Tiere vermittelst der Mundscheibe und des Fußes in ähnlicher Weise fortbewegen,

wie etwa Spannerraupen oder Blutegel. Er glaubt ferner, daß es hauptsächlich die verdickte Hypodermis der Mundscheibe sei, welche das Coenoecium absondere. Die Stacheln hingegen sollen möglicherweise von den drüsigen Spitzen der Tentakeln abgesondert werden.

In die Hohlräume des Coenoecium deponieren die Tiere zahlreiche Eier, die sie in gestielten Kapseln befestigen.

Ich habe selbst durch die Güte des Herrn JOHN MURRAY, Direktor des Challenger Office, Gelegenheit gehabt, ein Bruchstück eines Coenoecium von Cephalodiscus zu untersuchen. Da Cephalodiscus nie lebend beobachtet worden ist, so ist man darauf angewiesen, durch Untersuchung der konservierten Tiere und des Coenoecium Anhaltspunkte zu gewinnen, welche Rückschlüsse auf die Lebensweise dieser interessanten Tierform gestatten.

Ich glaube, die Individuen einer Cephalodiscuskolonie halten sich gewöhnlich, wenn sie nicht durch irgendwelche äußere Einflüsse gestört werden, in der Nähe der Öffnungen des Coenoecium auf, so daß der Fuß mit seinem freien Ende (Saugnapf etc.) an einem benachbarten Teile der Innenwand befestigt ist, während die Tentakeln frei in das umgebende Medium vorragen. Die Tentakeln dienen wohl wie bei so manchen festsitzenden Tieren, die auf zufällig in die Nähe kommende Nahrung angewiesen sind, zur Nahrungsaufnahme und sind wohl zugleich Sitz eines feineren Tastgefühls. Für die zuerst erwähnte Funktion sprechen folgende von HARMER angestellte Beobachtungen:

Die Tentakel sind an der Ventralseite tief gefurcht. Die Furchen setzen sich auch auf die ventro-laterale Seite der Kragenregion fort, wo sie, seichter werdend, jederseits vom Stiele der Mundscheibe bis in die Region des Mundes verlaufen. Wenn die Tentakeln, was kaum bezweifelt werden kann, bewimpert sind, so kann angenommen werden, daß beim lebenden Tier ein Wasserstrom von den Tentakeln in den erwähnten Furchen zum Munde verläuft, in den Pharynx eintritt und aus diesem durch die Kiemenspalten wieder nach außen abfließt. Das Operculum dürfte dazu dienen, den zum Munde führenden Wasserstrom von dem aus dem Pharynx durch die Kiemenspalten abfließenden zu trennen. Dies die Beobachtungen und Bemerkungen HARMER's.

Diese Einrichtungen dürften gewiß, nach Analogie zahlreicher anderer tubicoler oder festsitzender Tiere, dazu dienen, Nahrungspartikelchen, welche in die auffangende Tentakelkrone fallen, dem Munde zuzuleiten. Damit stimmt ferner wieder die Beschaffenheit

des Darminhaltes, welcher nach M'Intosh aus feinem Schlamme, Schwammspiculis, Sandpartikelchen, Diatomeen, Körpern, welche Thalassicolliden ähnlich sehen, anderen Radiolarien und organischen Partikelchen besteht.

Daß die Tentakeln nicht ausschließlich zur Nahrungsaufnahme dienen, sondern zugleich Sitz eines feineren Tastgefühles sind, wird wohl kaum bezweifelt werden können. Man hat sich vorzustellen, daß bei Berührung der Tentakeln das ganze Vorderende mit Tentakelkrone in das Innere des Coenoecium zurückgezogen wird, wie das bei so außerordentlich zahlreichen festsitzenden und tubicolen Tieren der Fall ist. Vielleicht spielt dabei die sogenannte Mundscheibe eine ähnliche Rolle, wie der Deckel bei den Serpuliden, indem er die betreffende Öffnung des Coenoecium verschließt oder einen inneren Hohlraum im Coenoecium absperrt.

Zum Zwecke der Eiablage, oder wenn die Kolonie in intensiverer Weise gestört wird, mögen sich die Individuen einer Kolonie von den Öffnungen weiter entfernen und tiefer in das Coenoecium zurückziehen, etwa in der von M'Intosh vermuteten Weise.

Wenn sich die vorstehenden Annahmen nicht weit von der Wahrheit entfernen, so hat Cephalodiscus eine Lebensweise, die sich mit keiner anderen bis jetzt bekannten deckt. Am nächsten verwandt dürfte die Lebensweise beschalter stockbildender Tiere, etwa gewisser Bryozoen (Beispiel Flustra) sein.

Cephalodiscus ist freilich nicht stockbildend. Die am Stiele entstehenden Knospen lösen sich offenbar vom Muttertier los. Es ist aber wahrscheinlich, daß, wie z. B. bei einem Bryozoen*stock* alle Individuen des Stockes durch Knospung von einem Stammindividuum abstammen, welches sich als eine aus einem befruchteten Ei entwickelte Larve festgesetzt hatte, daß, sage ich, auch alle Individuen einer Cephalodiscus*familie* durch Knospung von einem Stammindividuum abstammen, welches, geschlechtlich erzeugt, an einem günstigen Ansiedelungsplatz die erste Anlage des gemeinsamen Coenoecium gebaut hatte.

Stockbildung ist sicherlich festsitzenden Tieren in mehr denn einer Beziehung von Vorteil. *Ein* Vorteil besteht ganz gewiß darin, daß durch Stockbildung den direkten Nachkommen eines Tieres, welches sich einen günstigen Ansiedelungsplatz erobert hat, die Mühe und die Gefahr erspart wird, neue Ansiedelungsplätze aufzusuchen.

In diesem Sinne ist auch Cephalodiscus *stockbildend*,

indem die direkten Nachkommen eines Tieres, durch Knospung entstanden, sich zwar von der Mutter loslösen, aber doch in ihrem Hause zurückbleiben und sich an der Vergrößerung desselben beteiligen, welche in dem Maße nötig wird, als die Familie zahlreicher wird.

Familie wäre in der That die richtige Bezeichnung für die Gesamtheit der in einem Coenoecium zusammen lebenden Cephalodiscusindividuen, eben so sehr wie für die in einem Neste zusammenlebenden Ameisen und Bienen.

Kolonien könnte man dann solche Ansammlungen von Tieren nennen, welche wie die Balanusrasen, Austernbänke, Lepasbüschel, Crinoidenwälder, Phoronisbüsche u. s. w., Schwärmen von Larven oder zufällig zusammentreffenden Larven, die sich an günstigen Ansiedelungsplätzen festsetzen, ihre Entstehung verdanken.

Daß es bei Cephalodiscus trotz der Knospenbildung nicht zu einer echten Stockbildung gekommen ist, hat vielleicht seinen Grund in der Art und Weise, wie Cephalodiscus zu seiner tubicolen Lebensweise gekommen ist.

Es giebt aus leicht einzusehenden Gründen unter denjenigen tubicolen oder festsitzenden Tieren, welche sich ein gewisses beschränktes Lokomotionsvermögen bewahrt haben, keine stockbildenden Formen.

Cephalodiscus ist nun nicht nur heutzutage eine offenbar mit einer gewissen Beweglichkeit ausgestattete tubicole Form, sondern es ist möglich, daß seine Vorfahren eine viel größere Lokomotionsfähigkeit gehabt haben.

Die Lebensweise des limivoren und limicolen Balanoglossus erscheint auf den ersten Blick von derjenigen des Cephalodiscus sehr verschieden, und es erscheint fast unmöglich, beide miteinander zu verknüpfen. Erinnern wir uns aber der so zahlreichen, bei den Anneliden beobachteten Zwischenstufen zwischen limicoler und tubicoler Lebensweise, so könnten wir uns auch die Etapen vorstellen, auf welchen ein ähnlich wie Balanoglossus lebender Wurm zur Lebensweise von Cephalodiscus gelangen konnte.

Zahlreiche limicole Würmer höhlen dauernde Gänge im Schlamme oder Sande aus, indem sie durch ein Sekret ihrer Hautdrüsen die Sand- oder Schlammpartikelchen der Wände dieser Gänge verkitten und die Wände dergestalt auscementieren.

Andere vermögen außerhalb des Schlammes oder Sandes am

Boden des Meeres sich Schutz- und Wohnröhren zu bauen, indem sie verschiedenartige Fremdpartikelchen, die in ihrem Bereich liegen, durch in Wasser erhärtende Hautdrüsensekrete verkitten.

Bei sehr zahlreichen Würmern endlich bildet das Sekret solcher Drüsen für sich allein die Wohnröhren, und in solcher Weise dürften wohl auch die Cephalodiscus ihr Coenoecium ausscheiden.

Wenn ich nun zum Schlusse wieder auf die Beziehungen zwischen Balanoglossus und Cephalodiscus zurückkommen darf, so glaube ich, daß man denselben fürs erste den prägnantesten Ausdruck giebt, wenn man sagt:

Zu den Enteropneusten gehören zwei Gattungen: Balanoglossus und Cephalodiscus. Die Organisation der ersteren ist an die limicole und limivore, die der letzteren an die tubicole und halb-sedentäre Lebensweise angepaßt. Außerdem ist die Organisation von Cephalodiscus charakterisiert durch ihr Verharren auf einer Stufe, welche einem frühen Jugendstadium von Balanoglossus entspricht.

Aus dieser letzteren Thatsache darf man jedoch nicht — wie Harmer zu thun geneigt ist — schließen, daß Cephalodiscus Balanoglossus gegenüber eine ursprüngliche Form ist. Man könnte ebenso gut das Umgekehrte annehmen und Cephalodiscus für einen durch die tubicole und halb-sedentäre Lebensweise umgewandelten und vereinfachten Balanoglossus halten. Das Fehlen des Blutgefäßsystems dürfte mit der geringen Körpergröße in Zusammenhang stehen. Geringes Gewicht ist wohl auf die Zahl der Kiemenspalten (und Geschlechtsdrüsen) zu legen, 2 Kiemenspalten dürften bei der Lebensweise von Cephalodiscus (im Gegensatz zu derjenigen von Balanoglossus) vollständig genügen. Daß das Vorhandensein von bloß einem Paar von Kiemenspalten ein ursprüngliches Verhalten dokumentiere, ist eine ganz willkürliche Annahme, die durchaus nicht etwa dadurch an Wahrscheinlichkeit gewinnt, daß Balanoglossus ein Stadium mit 2 Kiemenspalten durchläuft. Es wäre im Gegenteil auffallend, wenn bei Balanoglossus alle Kiemenspalten gleichzeitig auftreten würden.

Was die Ansicht anbetrifft, daß Cephalodiscus mit Bryozoen (und Phoronis) verwandt sei, so können wir ihr ebensowenig wie Harmer beipflichten. Es handelt sich wohl nur um eine Konvergenzerscheinung, hervorgerufen durch Anpassung an eine ähnliche Lebensweise. Wenn wir Cephalodiscus von Bryozoen ab-

leiten wollen, so bietet vor Allem die Entstehung der Kiemenspalten Schwierigkeiten. Wollten wir umgekehrt die Bryozoen von Cephalodiscusähnlichen Formen ableiten, so würde das Verschwinden der Kiemenspalten unerklärt bleiben. Denn Kiemenspalten würden bei seßhaften, mit einer Tentakelkrone ausgestatteten Tieren eine nützliche Einrichtung für die Abfuhr des von der Tentakelkrone in den Mund und Darm einströmenden Wassers sein. Sehen wir doch bei zahlreichen festsitzenden tentakeltragenden Tieren besondere Einrichtungen zur Ausfuhr des in den Darm strömenden Wassers auftreten!

Hemidiptera Haeckelii.

Von

Dr. N. Léon,

Professor an der medizinischen Facultät zu Jassy.

Hierzu Tafel I.

Aus der Zeit, in welcher ich mich im Zoologischen Institute zu Jena mit den Mundteilen der Hemipteren beschäftigte, besitze ich in meiner mikroskopischen Sammlung ein Insekt, welches ich von meinem hochverehrten Lehrer Prof. Dr. Ernst Haeckel zugleich mit einer Anzahl aus Ceylon mitgebrachter Halobates erhielt.

Da mein Interesse insbesondere auf die Mundteile gerichtet war, behandelte ich dieselben mit Kalilauge, um sie sowie die inneren Skeletteile des Saugapparates zu isolieren. In derselben Weise verfuhr ich mit dem unten beschriebenen Insekte, das ich für eine Art von Halobates hielt. Gleich zu Beginn meiner mikroskopischen Beobachtung ersah ich, daß ich es mit keinem Halobates zu thun hatte, sondern daß unser Insekt mehr einem Dipter als einem Hemipter ähnlich sei.

Herr Prof. Dr. Arnold Lang, dem ich meine Beobachtung mitteilte, war derselben Meinung. Da das Insekt in zu flüssigem Kanadabalsam sich eingeschlossen befand, konnte ich das Präparat nicht umwenden, um auch dessen übrige Ventralteile zu untersuchen, und mußte lange auf das Trocknen desselben warten.

Nicht allein die äußere Form und die Zahl der Flügel bestimmt uns, das Insekt als ein Dipter anzusehen; charakteristischer noch sind dessen einfache Augen, welche den hydrocoren[1]) He-

1) Lehrbuch der vergleichenden Anatomie von Dr. Arnold Lang, S. 484.

mipteren niemals eigen sind. Der Mund hingegen ist ganz wie bei den Hemipteren gebaut.

Das Insekt weist folglich konstante Kennzeichen der Hemipteren (den Mund), konstante Kennzeichen der Dipteren (den Flügel), sowie neutrale Kennzeichen auf, daher es weder als Hemipter noch als Dipter angesehen werden kann und somit als eine Zwischenform der genannten zwei Klassen bezeichnet werden muß.

Es wird daher nicht Wunder nehmen, daß wir dem Insekte den zusammengesetzten Gattungsnamen Hemidiptera, nach dessen Entdecker den Artnamen Hemidiptera Haeckelii geben. — Der Körper des Insektes ist 4 Millimeter lang. Der Kopf hat die Form einer dreiseitigen Pyramide, deren obere Seite aus einem mittleren und zwei lateralen Stücken zusammengesetzt ist, welche alle drei hellere und dunklere pigmentierte Ringe aufweisen, deren Anordnung aus der Figur (Tafel I) sich ergiebt.

Der Mund besteht aus einer viergliederigen Scheide, deren zweites Glied länger als das basale, das dritte länger als das zweite und das vierte etwas länger als das basale ist; aus einem ganz kleinen Labrum und aus Maxillen und Mandibeln, welche sich im Innern der Scheide befinden. Das innere Skelett ist so, wie ich es im Jahre 1887 bei Hydrocoren[1]) gefunden und beschrieben habe. —

An beiden Seiten des Kopfes liegen die verhältnismäßig großen und zusammengesetzten Augen.

Die einfachen Augen sind drei an der Zahl: eins liegt in der Mitte der Medianlinie des Kopfes, die beiden anderen rechts und links etwas höher als das mittlere.

Die Antennen sind fast fadenförmig und fünfgliederig, deren erstes basales Glied kurz, das zweite länger, das dritte das längste, das vierte kürzer und das fünfte kürzer als das vierte ist. Auf der Oberfläche sind sie mit kleinen Härchen bedeckt. Der Kopf ist weder auf dem Thorax frei fixiert, noch stark in dem ersten Brustring eingesenkt. Der Thorax besteht so wie der Kopf aus pigmentierten Ringen. Die Segmente sind miteinander verwachsen, das zweite Segment unterscheidet sich genau von dem ersten durch laterale chitinöse Erhebungen, worin die Flügel fixiert sind, das dritte aber kann vom zweiten nicht genau unterschieden werden. Das Insekt hat zwei Flügel, auf der Mittellinie derselben,

1) Beiträge zur Kenntnis der Mundteile der Hemipteren von N. Léon. Jena.

dem Mesothorax und Metathorax gegenüber befinden sich fünf kleine runde Oeffnungen, deren Funktionen ich mir nicht erklären kann; ich glaube aber annehmen zu dürfen, daß auf beiden Seiten des Thorax kleine Häkchen sind, die ich nicht genau mit der Camera clara unterscheiden konnte, durch welche wahrscheinlich die Flügel mit dem Thorax in Verbindung stehen.

Die Flügel sind häutig, glashell und nackt. Die Beine sind zum Schwimmen eingerichtet, mit dicht aneinander liegenden langen Fäden bedeckt (sie erinnern an die Haare des Halobates), die eine Art Schwimmhaut bilden.

Den Hinterleib bilden neun Segmente, deren erstes, mit dem Thorax verbunden, die dorsoventrale Achse verhältnismäßig kürzer als die anderen Segmente hat und sich an einen Teil des sich unter ihm verlängernden Metathorax anlegt. Das zweite, dritte, vierte, fünfte und sechste Segment sind fast gleich groß, das siebente und achte ganz eng, das neunte aber ist verhältnismäßig sehr groß. Auf der Ventralseite des letzteren liegen die Analöffnung und die äußeren Geschlechtsteile, die wie Verlängerungen aussehen.

Es wäre zu wünschen, die Anatomie und die Ontogenie dieses Insektes genau zu studieren; uns ist es nur möglich gewesen, in der beiliegenden Figur das äußere Skelett darzustellen, da die inneren Teile durch Kalilauge maceriert wurden.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

1. Kopf. *a* Fünfgliedriger Fühler. *b* Zusammengesetzte Augen. *c* Einfache Augen. *d* Stechborsten (Maxillen und Mandibeln). *e* Schnabelscheide (Vagina).

2. Brust. *a'* Protothorax. *b'* Mesothorax. *c'* Metathorax. *d'* Chitinöse Erhebungen, worin die Flügel fixiert sind. *e'* Fünf kleine runde Öffnungen. *f'* Vorderes Beinpaar.

3. Hinterleib. *f''* *f'''* Das zweite und dritte Beinpaar; *g'* mit kurzen Haaren versehen.

Zur Morphologie der bilateralen Wimperschnüre der Echinodermenlarven.

Von

Richard Semon.

Hierzu Tafel II.

In einer früheren Arbeit [1]) habe ich eine Wimperschnur beschrieben, welche bei allen Echinodermenlarven im Dipleurulastadium die Mundöffnung entweder umsäumt oder bei älteren Larven auch in den Vorderdarm hineinhängt, und welche bis dahin keine Beachtung gefunden hatte. In jener Arbeit ist diese „adorale" oder Mundwimperschnur bei Holothurien- und Asteridenlarven auf Taf. I, Fig. 1—4, Taf. II, Fig. 4—6 abgebildet. In der hier vorliegenden Arbeit gebe ich auch Abbildungen der adoralen Wimperschnur (*Mw*) der Ophiuriden- (Fig. 4) und Echinidenlarven (Fig. 2, 3, 14).

Untersuchen wir völlig ausgebildete Dipleurulalarven von Holothurien, Ophiuriden und Echiniden, so finden wir stets die adorale Wimperschnur von den benachbarten Teilen der longitudinalen Körperwimperschnur scharf getrennt (cf. Fig. 4 und 14, für Holothurien die frühere Arbeit). Bei Asteridendipleurulae, also Bipinnarien und Brachiolarien, ist in älteren Stadien eine scharfe Trennung nicht nachweisbar. Hier läßt sich eine bestimmte Abgrenzung des oberen Saumes der Mundwimperschnur von dem oberen queren Saum (*Oqs*) der Körperwimperschnur nicht erkennen.

1) R. Semon, Die Entwickelung der Synapta digitata und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XXII. N. F. XV. 1888.

Da nun jener obere Quersaum bei Asteridenlarven im Gegensatz zu allen übrigen Echinodermenlarven einer besonderen präoralen Wimperschnur angehört, die mit der großen longitudinalen Wimperschnur nicht zusammenhängt, so zog ich aus der Beobachtung, daß die adorale Wimperschnur zwar mit der präoralen Schnur der Asteridenlarven zusammenhängt, nicht aber mit der einheitlichen longitudinalen Schnur der Larven der übrigen Klassen, den Schluß, daß jene präorale Schnur ein Produkt der Mundwimperschnur sei, mit welcher sie zusammenhängt, nicht aber der übrigen Körperwimperschnur, von der sie völlig getrennt ist.

Meiner Auffassung fehlte indessen, da mir nur ältere Asteridenlarven zu Gebote standen, der entwickelungsgeschichtliche Beweis, und andererseits spricht für die ältere, von Gegenbaur [1]) begründete Ansicht der Umstand, daß „die Übereinstimmung des präoralen Feldes bei Auricularia und Bipinnaria zu auffallend ist, als daß man nicht annehmen sollte, die Isolierung sei durch immer tieferes Einschneiden von den Seiten her entstanden“ [2]). Freilich war auch diese Anschauung nicht durch ontogenetische Thatsachen gestützt, da es den Anschein hatte, daß „ontologisch die beiden Kränze der Bipinnaria nicht durch Teilung eines einzigen entstehen“ [3]).

Schon seit mehreren Jahren war ich daher begierig, über die interessante Frage völlige Klarheit zu schaffen. Weder im Herbste 1888 in Neapel noch im Herbste 1889 auf der Insel Mull in Schottland fand ich zur Untersuchung geeignetes Material. Nur ganz vereinzelt kamen Asteridenlarven im Auftriebe vor, und die Keimdrüsen der ausgebildeten Seesterne waren sämtlich in dieser Zeit ganz unentwickelt.

Doch fing ich einmal in Schottland eine sehr junge Asteridenlarve, die ein ähnliches Bild wie die auf Taf. II, Fig. 9 abgebildete Larve darbot und mir sicher zeigte, daß ein primärer Zusammenhang der oberen Querleiste *Oqs* mit der adoralen Wimperschnur nicht vorhanden ist.

Erst im April des jetzigen Jahres gelang es mir in Helgoland, die diesbezüglichen Fragen auch ontogenetisch vollkommen aufzuklären.

---

1) C. Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl., 1870, S. 310.

2) Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte, 1890, S. 279.

3) Balfour, Handbuch der vergl. Embryologie, Uebersetzung, 1880, Bd. I, S. 526.

Ich arbeitete mit Asterias rubens, deren Larven zahlreich im Auftriebe vorkamen. Die Seesterne selbst waren schwerer zu erhalten als zu anderen Zeiten des Jahres. Es scheint fast, daß sie mit beginnender Geschlechtsreife versteckte Plätze zum Aufenthalt wählen. Vollkommen weibliche reife Tiere erhielt ich bis Ende April, zu welcher Zeit ich Helgoland verlassen mußte, überhaupt nicht. Doch gelang die künstliche Befruchtung bei solchen, deren Ovarien neben wenigen reifen viele unreife, aber der Reife nahe Eier enthielten. Die Larven entwickelten sich gut. Da sie sich nach 3 Tagen noch im Gastrulastadium befanden, und ich nicht länger in Helgoland bleiben konnte, sandte ich die Larven in großen bis zum Rande mit Wasser gefüllten und mit Pergamentpapier verschlossenen Gläsern nach Jena, wo sie nach 2 Tagen in bestem Zustande anlangten und sich vortrefflich weiter entwickelten. Noch jetzt (18. Mai) befinden sich viele Larven am Leben und haben meist das auf Fig. 12 dargestellte Entwickelungsstadium überschritten.

Auf Fig. 5—12 ist die Entwickelung der Larve von Asterias rubens mit besonderer Berücksichtigung der Wimperschnurentwickelung dargestellt. Die inneren Organe, wie Cölom, Hydrocöl etc., sind in diesen Figuren wie in den übrigen der Tafel II nur angedeutet.

Eine Betrachtung der Entwickelungsreihe ergiebt ohne weiteres daß erstens die adorale Wimperschnur ohne Zusammenhang mit der präoralen entsteht (Fig. 9), und daß ein Verschmelzen des Quersaums der präoralen Schnur mit dem oberen Rande der adoralen Schnur, wie ältere Bipinnarien sie zeigen, ein sekundärer Übergang ist.

Zweitens aber ergiebt sich auch ontogenetisch ein strikter Beweis für die Richtigkeit der GEGENBAUR'schen Auffassung. Zunächst ist auch bei Bipinnarien nur eine, in sich zurücklaufende Körperwimperschnur vorhanden. Figur 7—11 stellen geradezu Auriculariastadien der Seesternlarven dar.

Die präorale Schnur ist mit der postoralen zu dieser Zeit noch durch Flimmerzellen verbunden, die sich bei älteren Larven in Form eines unpaaren Streifens anordnen. Der einzige Unterschied gegen Auricularia ist der, daß sich bei letzterer der rechte und der linke Schenkel der vorderen dorsoventralen Umbiegung zwar ebenfalls eng aneinander zu legen pflegen, eine Verschmelzung der aneinandergelegten Streifen aber nicht erfolgt. Infolgedessen

kommt es bei Auricularia nur zur Bildung eines scheinbaren, bei Bipinnaria dagegen zur Bildung eines wirklichen Scheitelkreuzes *Sk* (vergl. bes. Fig. 11, die das Tier in Rückenansicht wiedergiebt).

Auf etwas späteren Stadien erfolgt nun die Abschnürung des präoralen Abschnittes der Wimperschnur von dem postoralen. Die Larve verläßt damit das Auriculariastadium und tritt in das eigentliche Bipinnariastadium. Die Abschnürung vollzieht sich einfach so, daß mitten im Kreuzungspunkte des Scheitelkreuzes ein querer Streifen von Wimperzellen seine Wimpern verliert und sich abzuplatten beginnt (Fig. 13).

Die Bildungsweise der Wimperschnüre geht ja überhaupt in der Weise vor sich, daß das bei Gastrulalarven überall wimpernde Körperepithel an gewissen Körperstellen, die man wegen ihrer streifenförmigen Verteilung über die Körperoberfläche als Wimperschnüre bezeichnet, seine ursprüngliche Beschaffenheit beibehält, während an der ganzen übrigen Körperdecke die Wimpern verloren gehen, und die Zellen sich abplatten. Bei den Larven von Asterias rubens läßt sich nun beobachten, daß dieser Prozeß von den ventralen Abschnitten der Körperdecke gegen den dorsalen und oberen zu fortschreitet und am spätesten in der Gegend des Scheitelkreuzes auftritt. So haben wir schon auf der Ventralseite deutlich vom abgeflachten Körperepithel sich abhebende Schnüre, während am Scheitel noch die ganze Oberfläche wimpert und sich die später deutlich auftretende Figur des Scheitelkreuzes nur als schwache Andeutung erkennen läßt (Fig. 8).

Hier will ich gleich noch die Entwickelung der adoralen oder Mundwimperschnur besprechen. Die Beschreibung gilt für alle Dipleurulalarven. Die adorale Schnur legt sich zunächst als eine Verdickung des Epithels des Mundeingangs an (Fig. 2, 9). Zu dieser Zeit wimpert noch, wie die gesamte Körperoberfläche, auch der gesamte Epithelüberzug des Vorderdarms. Später ändert sich dies. Die Zellen des Vorderdarms verlieren ihre Wimpern, und ganz wie an der Körperdecke bleibt nur ein schlingenförmiger Streifen wimpertragend, der verschieden tief in den Darm hinabreichen kann. Diese wimpernde Schlinge setzt sich gegen die Mundöffnung hin unmittelbar in den Wimperkranz fort, der letztere umsäumt. Vorn in der Mittellinie zwischen den beiden Schenkeln der Schlinge sind aber auch am Mundeingang die Wimpern verloren gegangen. So entsteht bei allen älteren Larven zwischen den Schenkeln der Wimperschlinge eine wimperfreie Strecke des Mundeingangs, die man als Unterlippe bezeichnen kann (Fig. 3,

12, 14 *Ul*). Auf diese Weise kommt schließlich das Resultat zustande, daß eine Wimperschnur den hinteren oberen und seitlichen, nicht aber den vorderen unteren Abschnitt des Mundeingangs umgiebt; die seitlichen Teile des Saums setzen sich vielmehr in eine Schlinge fort, die mehr oder weniger tief in den Vorderdarm hineinhängt.

Den oberen Saum der Mundwimperschnur sahen wir bei älteren Asteridenlarven zu dem oberen Quersaum der longitudinalen Wimperschnur in innige Beziehungen treten. Diese Beziehungen erwiesen sich nun zwar als sekundäre. Dennoch läßt sich hier, wie unten gezeigt werden soll, eine allgemeine Regel erkennen, die für alle Dipleurulalarven gilt.

J. Müller hat in seiner Abhandlung „über den allgemeinen Plan in der Entwickelung der Echinodermen“ (1853) dargethan, daß alle Dipleurulaformen in Bezug auf Körpergestalt und Wimperschnuranordnung sich ungezwungen von einer Grundform ableiten lassen. Nur die Asteridenlarven boten einige Schwierigkeit, die sich indessen durch die Gegenbaur'sche Erklärung beseitigen ließ. Die Richtigkeit der letzteren ist durch die ontogenetische Thatsache, daß auch die Asteridenlarven ein Auricula riastadium durchlaufen, und die präorale Wimperschnur sich von einer ursprünglich einheitlichen Körperwimperschnur abschnürt, zur Evidenz bewiesen.

Jene Grundform, die wir auch ontogenetisch in hinreichend jungen Larven sämtlicher Klassen reproduziert finden (cf. Fig. 1, 2 für Echiniden, Fig. 4 für Ophiuriden, Fig. 5 für Holothurien und Asteriden), ist, was die Wimperschnuranordnung betrifft, dadurch gekennzeichnet, daß die Körperwimperschnur eine Einsenkung des Körpers umsäumt, in deren Tiefe die eigentliche Mundöffnung liegt. Letztere ist dann noch ihrerseits von der adoralen Wimperschnur umgeben. Wir können demnach die Körperwimperschnur als circumorale, die Mundwimperschnur als adorale bezeichnen (cf. Fig. 1, 2, 9). Die circumorale Wimperschnur zeigt in allen jüngeren Larven eine viereckige Gestaltung, und zwar kann man zwei parallele Leisten als oberen (kürzeren) und unteren (längeren) Quersaum (*Oqs* und *Uqs*) und zwei symmetrisch gelagerte Längssäume (*Ls*) unterscheiden.

Nun kann man als allgemeine Regel aufstellen, daß die Quersäume auch bei alten, stark umgeformten Larven (Fig. 3, 4, 12) ihre ursprüngliche Lage zum Munde bewahren. Die überaus mannigfaltigen Fortsatzbildungen, die den Larven oft so abenteuerliche, in den verschiedenen Klassen scheinbar ganz abwei-

chende Formen verleihen, verdanken allein den Längssäumen und den Umbiegungen der Längssäume in die Quersäume ihre Entstehung.

JOHANNES MÜLLER (l. c. S. 21, 22) hat eine erschöpfende Vergleichung jener Fortsatzbildungen geliefert. Sehr interessant ist unter anderem die Thatsache, daß die Ophiuridenpluteus durch die Ausbildung der hinteren dorsoventralen Umbiegungen (Auriculae der Auricularien und Bipinnarien) zu den langen und charakteristischen Seitenfortsätzen in diesem wichtigen Punkte den eben erwähnten Larvenformen näher stehen als den Echinidenpluteus, denen sie im übrigen viel mehr gleichen.

Bei den Seeigellarven ist von diesen Fortsätzen keine Spur vorhanden, und ist der Schirm der Larve an dieser Stelle einfach ausgeschnitten.

Für unsere Betrachtungen ist jedoch die konstante Lage des oberen und unteren Quersaums von besonderem Interesse.

Jene Säume sind die oberen und unteren Randbegrenzungen einer trichterförmigen Einsenkung, in deren Grunde die Mundöffnung liegt.

Nun geht der o b e r e Quersaum ganz regelmäßig innigere Beziehungen zur Mundöffnung ein als der untere. Wir sehen überall die Form des oberen Randes der Mundwimperschnur sich der Gestalt des oberen Quersaums der circumoralen Schnur anpassen, indem sich beide Säume nahezu parallel stellen (Fig. 2, 3, 4, 9, 12, 14 *Oqs* und *Mw*). Ursprünglich liegt natürlich der obere Quersaum ü b e r dem oberen Rande der Mundwimperschnur. Indem sich aber die obere Wand des zum Munde führenden Trichters markisenähnlich nach unten herabläßt (cf. Fig. 3, 9, 12, 14), kommt sie auf dem optischen Schnitte scheinbar unter den oberen Saum der Mundwimperschnur zu liegen. Man braucht sich die Markise aber nur wieder in die Höhe gezogen zu denken (Fig. 2, Fig. 4), um das ursprüngliche Verhältnis wieder herzustellen. Dadurch, daß der vordere Quersaum vor und über die Mundöffnung herabsinkt, wird die obere Trichterwand kuppelförmig über die Mundöffnung herübergewölbt: es kommt zur Bildung einer M u n d k u p p e l, die wir besonders schön bei Auricularien und Bipinnarien ausgeprägt finden. Bei Echinidenpluteus pflegt sie nur angedeutet zu sein, bei Ophiuridenlarven meist ganz zu fehlen (Fig. 10, 12, 14 *K* und Fig. 4 *K*). Am innigsten werden die Beziehungen des oberen Quersaums zum Mundeingang bei älteren Asteridenlarven, da hier sogar eine Verschmelzung des oberen

Randes der adoralen Wimperschnur mit dem oberen Quersaum der circumoralen Wimperschnur eintritt.

Auch der untere Quersaum zeigt konstante, obwohl weniger innige Beziehungen zum Trichter, welcher zur Mundöffnung führt.

Ich glaube, die hier auseinandergesetzten Beziehungen des oberen und unteren Quersaums der Wimperschnur zum Mundeingang rechtfertigen die Bezeichnung der gesamten Wimperschnur als „circumorale" Wimperschnur, und diese Beziehungen scheinen mir auch bei der Vergleichung der Echinodermendipleurula mit der Trochophoralarve und verwandten Larventypen von prinzipieller Bedeutung zu sein.

Zunächst leuchtet ohne weiteres ein, daß sich die Echinodermendipleurula in keiner Weise auf die typische Trochophora mit präoralem Wimperreifen zurückführen läßt. Denn der präorale Streifen schneidet die Körperdecke in zwei Abschnitte, und in einem derselben liegen Mund und After innerhalb derselben Begrenzungslinie. Bei der Echinodermendipleurula ist dies gerade umgekehrt. Mund und After liegen in den beiden verschiedenen Hälften der durch die Wimperschnur geteilten Körperoberfläche. Um von einem zum anderen zu gelangen, muß man die durch die Wimperschnur gesetzte Begrenzungslinie schneiden. Dieser Umstand macht es unmöglich, die präorale Schnur auf irgend einem Wege in die circumorale umzuformen.

Es giebt aber noch zwei andere Möglichkeiten der Zurückführung. Erstens ließe sich allerdings durch starke Umknetung eine mesotroche Larve, etwa wie sie die Chaetopteriden oder auch die Sipunculiden besitzen, in eine Dipleurula verwandeln. Dem steht aber als sehr gewichtiger Einwand gegenüber, daß die bei Echinodermen so konstanten Beziehungen der Wimperschnur zum Mundtrichter den mesotrochen Larven fehlen.

Gerade das konstanteste Lageverhältnis, die Umsäumung des oberen Mundrandes durch den oberen Quersaum, müßten wir uns entweder bei den mesotrochen Larven als aufgegeben oder bei den Dipleurulalarven als neu entstanden denken.

Es bliebe noch zuletzt die Möglichkeit, die Dipleurula mit einer telotrochen Larve zu vergleichen, wenn man annimmt, daß der präorale und postorale Reifen letzterer Larve in ganz ähnlicher Weise durch Abschnürung aus einer einheitlichen Schnur entstanden sind, wie dies für die beiden Wimperschnurabschnitte der Asteridenlarven unzweifelhaft der Fall ist. Ich glaube kaum, daß diese Annahme viele Anhänger finden dürfte; jedenfalls müß-

ten zunächst irgendwelche thatsächlichen Anhaltspunkte für eine solche Entstehung der beiden Reifen der telotrochen Larven gesucht werden, ehe man sie ernstlich in Betracht ziehen könnte.

Worauf ich aber das Hauptgewicht legen möchte: der so deutlich ausgesprochene circumorale Charakter der Echinodermenwimperschnur, die früh auftretenden und sich dauernd erhaltenden Beziehungen der Quersäume zum Mundtrichter fehlen sowohl den Trochophoralarven als auch verwandten Larventypen. Nur bei der Balanoglossuslarve Tornaria finden wir sie in deutlicher Ausprägung wieder, und da diese Larve in der Anordnung ihrer beiden longitudinalen Schnüre durchaus einer Asteridenlarve entspricht, ferner aber auch bezüglich ihrer inneren Entwickelung (Cölomsäcke, durch Dorsalporus ausmündende unpaare Blase) in auffallender Weise an die für die Echinodermen charakteristischen Verhältnisse erinnert, so fällt es bei aller Verschiedenheit der ausgebildeten Tiere doch schwer, den Gedanken an einen, natürlicherweise nur sehr entfernten genetischen Zusammenhang von der Hand zu weisen. Jedenfalls wäre es von großem Interesse, zunächst zu untersuchen, ob sich auch bei Tornaria ontogenetisch eine sekundäre Abschnürung der präoralen von der postoralen Wimperschnur konstatieren läßt, und ob auch Tornaria eine adorale Wimperschnur besitzt.

Als Resultat der eben angestellten Betrachtungen ergiebt sich, daß die Dipleurulalarven nebst Tornaria sich den wimpertragenden Larven der höheren und niederen Würmer, sowie der Mollusken ziemlich abgetrennt gegenüberstellen. Eine Homologisierung der circumoralen Wimperschnur der Echinodermenlarven mit den Wimperapparaten der anderen Larventypen scheint mir demnach nicht durchführbar. Wahrscheinlich handelt es sich um selbständig erworbene Bildungen.

Ein abschließendes Urteil wird sich aber erst dann geben lassen, wenn wir über die Larvennervensysteme besser unterrichtet sein werden, als augenblicklich. Natürlich muß eine so hoch differenzierte, mit so reichem und kompliziertem Muskelapparat ausgestattete Larve, wie eine Bipinnaria, auch ein wohlentwickeltes, relativ hoch differenziertes Nervensystem besitzen. Nun ist ja allerdings bei Auricularien und Ophiuriden ein bilateral angelegter nervöser Apparat beschrieben worden [1]). Aber selbst dort kennt man nur einen Teil des

1) E. Metschnikoff, Embryologische Mitteilungen über Echinodermen. Zool. Anz., VII. Jahrg., 1884, S. 43 ff. — R. Semon, l. c., S. 16.

Nervensystems, die beiden Längsbänder, nicht aber die Querkommissur, die die beiden Gebilde selbstverständlicherweise verbinden muß. Noch unwissender sind wir über die Larvennervensysteme der Asteriden- und Echinidenlarven. Ich habe bei Echinidenpluteus in den Wimperschnüren bei vorsichtiger Mazeration feinste Fäserchen nachweisen können, aber mit dieser Beobachtung läßt sich bis jetzt wenig anfangen.

Als sich durch die im Anfange dieses Aufsatzes mitgeteilten Beobachtungen die sichere Thatsache ergab, daß die Bipinnarien ein Auricularіastadium durchlaufen, befestigte sich in mir die Überzeugung, daß die Bipinnarien dieselben beiden Nervenstreifen besitzen müssen, wie sie die Auricularien in ihren Seitenflächen führen, vielleicht ohne die Bedeckung von Wimperzellen, und daher schwerer wahrzunehmen.

Ich habe tagelang an den betreffenden Stellen und ihrer Nachbarschaft nach entsprechenden Bildungen gesucht, lebende Tiere beobachtet und allerlei Reagentien angewendet. Der Erfolg war jedoch ein durchaus negativer.

Ich fand bei meinen Untersuchungen ein bilateral angelegtes, durch eine Querkommissur verbundenes Fasersystem, das in der Rückenhaut dicht unter dem Epithel der Körperdecke liegt. Dasselbe gleicht täuschend einem Nervensystem. Wie Fig. 13 *Rfs* zeigt, besteht es aus einem paarig hinter dem Schlunde in der Rückenhaut gelegenen System von längsverlaufenden, hier und da anastomisierenden Fasern. Der rechte und linke Abschnitt sind dann durch eine einzige, quer verlaufende Faser miteinander verbunden.

Die genauere Untersuchung zeigt, daß es sich um blasse, sehr reich verästelte Fasern handelt, in deren Verlauf hier und da Kerne eingestreut sind. Das Ganze macht zunächst einen an Nervengewebe erinnernden Eindruck. Die nähere Untersuchung aber zeigt, daß besonders die dickeren Fasern histologisch gar nicht von den Muskelfasern des Vorderdarms zu unterscheiden sind; vielleicht sind die Fasern ein klein wenig blasser; jedenfalls sind sie reicher verästelt. Auch die Form und Größe der Kerne und ihre Einlagerung in die Fasern erinnert durchaus an die am Vorderdarm zu beobachtenden Verhältnisse. Dazu kommt, daß gerade jener Teil der Rückenhaut, in dem das Fasersystem liegt, außerordentlich starker Kontraktionen fähig ist. Da sonst keine Muskeln an jener Stelle aufgefunden werden konnten, und die Kontraktionen schwerlich auf Rechnung der nur spärlich

dort eingestreuten Mesenchymzellen zu setzen sind, so zweifle ich keinen Augenblick daran, in jenem Fasersystem eine gut ausgebildete Hautmuskulatur, einen Runzler der Rückenhaut vor mir zu haben und kein Nervensystem.

Trotz meines Mißerfolges bin ich nach wie vor überzeugt, daß ein den Auricularienstreifen homologes Gebilde auch bei Bipinnarien und Echinidenpluteus vorhanden ist. Vielleicht ist es zellenärmer, durchsichtiger, und befindet sich dabei an einer undurchsichtigeren Körperstelle als bei den Auricularien, vielleicht dem Schlunde mehr genähert.

Jedenfalls wird man zuerst einen weiteren Einblick in das Larvennervensystem der Dipleurulalarven gewonnen haben müssen und bedarf ebenso auch noch einer genaueren Kenntnis der Nervenanordnung bei den höheren und niederen Wurmlarven, ehe man sich über das Verhältnis der verschiedenen Larvenformen zu einander und über die Homologien ihrer larvalen Fortbewegungsorgane ein sicheres Urteil bilden kann.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel II.

Die Figuren 1—4, 13 und 14 sind mit Zeiss C, Oc. II, die Figuren 5—12 mit Zeiss A, Oc. II gezeichnet.

K Kuppel. *Ls* Längssaum. *Mw* Mundwimperschnur (adorale Wimperschnur). *Oqs* Oberer Quersaum. *Sk* Scheitelkreuz. *Ul* Unterlippe. *Uqs* Unterer Quersaum.

Fig. 1—3. Drei Stadien der Entwickelung des Echinidenpluteus. Fig. 1 von Arbacia pustulosa; Fig. 2 von Sphaerechinus granularis, Kalkskelett nicht mit eingezeichnet.

Fig. 4. Ophiuridenpluteus.

Fig. 5—12. Entwickelung der Bipinnaria von Asterias rubens. Sämtliche Larven in Bauch- oder in Seitenansicht, mit Ausnahme von Fig. 11, die das Tier in Rückenansicht giebt, um das Scheitelkreuz (*Sk*) zu zeigen.

Fig. 13. Bipinnaria in Rückenansicht bei stärkerer Vergrösserung. *Rfs* Fasersystem der Rückenhaut.

Fig. 14. Mundgegend eines Echinidenpluteus. Da der obere Quersaum *Oqs* sich über den Mundeingang herabgelassen hat, kommt es zur Bildung einer Kuppel *K*, wie bei Auricularien und Bipinnarien.

Der Giftapparat von Formica rufa, ein reduziertes Organ.

Von

Dr. **Otto Wilhelm Beyer.**

Hierzu Tafel III und IV.

Unter den vielen und mannigfachen Aufgaben, welche die DARWIN'sche Deszendenztheorie und die daraus hervorgehende Transmutationslehre der zoologischen Forschung stellt, ist eine der interessantesten, zu untersuchen, ob ein Organ bei einem Tiere in fortschreitender oder rückschreitender Entwickelung begriffen ist und welche Höhe der Organisation es aufweist im Vergleich mit den homologen Organen nahe verwandter Formen.

Einen merkwürdigen Fall dieser Art bietet die Giftdrüse der Ameisen, verglichen mit derjenigen ihrer nahen Verwandten, der Apiden und Vespiden. Über das Problem, welches hier vorliegt, spricht sich ein ausgezeichneter Kenner der Ameisen, Sir JOHN LUBBOCK, in seinem Buche: Ants, Bees and Wesps (London 1882, autorisierte deutsche Übersetzung Leipzig, Brockhaus) folgendermaßen aus: „In den meisten entomologischen Werken wird angegeben, die Myrmiciden hätten einen Stachel, die Formiciden dagegen nicht. Indessen besitzt letztere Form ein rudimentäres Gebilde, welches den Stachel vertritt; es scheint jedoch nur als Stütze für den Giftgang zu dienen. Dr. DEWITZ, der in neuerer Zeit einen interessanten Aufsatz über den Gegenstand veröffentlicht hat (Zeitschr. f. w. Zool. XXVIII, 527), bestreitet es, daß der Stachel der Formiciden ein verkümmertes Organ sei, sondern betrachet denselben als ein auf einer unvollkommenen Entwickelungsstufe stehen gebliebenes Organ. Die Vorfahren unserer jetzt lebenden Ameisen besaßen nach seiner Meinung einen großen Giftapparat mit einer chitinösen Stütze, ähnlich der-

jenigen der Formica, und aus diesem hätten sich die furchtbaren Waffen der Bienen, Wespen und Myrmiciden allmählich entwickelt. Ich gestehe, daß ich geneigt bin, im Gegenteil den Zustand des Organs bei Formica als einen Fall von Rückbildung infolge von Nichtgebrauch zu betrachten. Es scheint mir eine schwierige Annahme, daß — so komplizierte und doch so ähnliche — Organe, wie der Stachel der Ameisen, Bienen und Wespen sich unabhängig von einander entwickelt haben sollten.

Wenn der Stachel der Ameisen ein noch unentwickeltes Organ darstellt, dann war die ursprüngliche Ameise stachellos und die gegenwärtigen Stachel der Ameisen haben einen von dem der übrigen stacheltragenden Hymenopteren verschiedenen Ursprung. Diese Organe sind jedoch so kompliziert und doch zugleich von so ähnlicher Beschaffenheit, daß sie gewiß einen gemeinsamen Ursprung haben. Ob der jetzige Stachel von einem Blattschneideinstrument abstammt, wie dem der Sägefliege, darüber will ich jetzt keine Meinung aussprechen. Dr. Dewitz selbst betrachtet die rudimentären Flügelspuren bei den Ameisenlarven als Reste von einst hoch entwickelten Organen; warum ist er nun in bezug auf den rudimentären Stachel der entgegengesetzten Ansicht? Ich muß nach allem annehmen, daß die Stammameise einen Stachel besessen habe, und glaube, daß der rudimentäre Zustand desselben bei Formica die Folge von Verkümmerung, vielleicht durch Nichtgebrauch, ist. Andererseits ist es allerdings auf den ersten Blick schwer zu verstehen, warum Ameisen, die einmal einen Stachel erworben hatten, dazu kommen sollten, ihn außer Gebrauch geraten zu lassen. Es giebt jedoch einige Erwägungen, die darauf Licht werfen.

Die Giftdrüsen sind bei Formica viel größer als bei Myrmica. Einige Arten haben aber die Fähigkeit, ihr Gift auf eine beträchtliche Entfernung auszuspritzen. Aber selbst wenn das Gift nicht in solcher Weise aus der Entfernung auf den Feind geschleudert wird, giebt es zwei Fälle, in denen der Stachel außer Gebrauch gekommen sein könnte. Erstens konnten die Arten, welche sich im Kampfe ihrer Mandibeln bedienen, es im ganzen am zweckmäßigsten finden, das Gift, wie sie es auch thun, in die dabei erzeugte Wunde zu spritzen. Wenn zweitens das Gift so heftig geworden ist, daß es durch die Haut hindurch wirkt, dann war ein Bohrinstrument von verhältnismäßig geringem Vorteil."

Es fragt sich nun: welche von beiden Auffassungen hat die größere Wahrscheinlichkeit für sich?

Um diese Frage zu entscheiden, wird man vor allem die Ergebnisse der Entwickelungsgeschichte berücksichtigen müssen.

Wenn das biogenetische Grundgesetz, daß die individuelle Entwickelungsgeschichte eine kurze Rekapitulation der Stammesgeschichte sei, zu Wahrheit besteht, so müßten für den Fall, daß die Giftdrüse der Ameisen in rückschreitender Entwickelung begriffen, also auf dem Wege wäre, zu einem sog. rudimentären Organe zu werden, auf früheren Stadien der individuellen Entwickelung sich wenigstens Andeutungen einer vollkommeneren Organisation der Giftdrüse nachweisen lassen, als sie die entwickelten Tiere zeigen; ist umgekehrt die Giftdrüse in fortschreitender Entwickelung begriffen, so werden die früheren Stadien der individuellen Entwickelung auch sog. primitive Verhältnisse aufweisen müssen. Bei dieser Untersuchung nun würde unserer Meinung nach zu beachten sein, daß diejenigen Teile des Giftapparates, welche, als im Innern des Körpers liegend, den Einwirkungen der Außenwelt mehr entzogen sind und so auch weniger veranlaßt waren, den Beziehungen des Tieres zur Außenwelt sich in der Weise anzupassen, wie es die außen am Körper angebrachten Teile thun müssen, im allgemeinen eher palingenetische Verhältnisse erkennen lassen werden als die äußeren Teile des Giftapparates, die mehr cänogenetisch zu begreifen sein werden. Die ersteren werden also eher einen Schluß auf das ursprüngliche Verhältnis gestatten als die letzteren.

Sehen wir nunmehr, wie weit die fraglichen Verhältnisse in der zoologischen Litteratur bereits eine Erörterung gefunden haben.

Es haben mir folgende Arbeiten vorgelegen:

1. Ratzeburg, C., Über die Entwickelung der fußlosen Hymenopterenlarven. In: N. A. Ac. L. C. XVI, 1, 143—176.
2. Léon Dufour, Recherches sur les Orthoptères, les Hyménoptères etc., in: Mém. prés. à l'Académie royale des sciences etc., Paris 1841.
3. Meckel, H., Mikrographie einiger Drüsenapparate. In: Müller's Archiv f. A. u. Ph. 1846. Darin: Der Giftapparat der Hymenopterenweibchen S. 47—50. Mit Tafel I—III.
4. Leydig, F., Zur Anatomie der Insekten. In: Müller's Archiv f. A. u. Ph. 1859, S. 56—59. Mit Tafel II—IV.
5. Meinert, Fr., Bidrag til de danske Myrers Naturhistorie. Med tre kobberstukne Tavler. In: Vidensk. Selsk. Skr., 5. Række, naturvidensk. og mathem. Afd. 5. Bd.

6. Sollmann, A., Der Bienenstachel. (Z. f. w. Z. XIII, Heft 4, S. 528—540.)
7. Fenger, Dr. A., Anatomie und Physiologie des Giftapparates bei den Hymenopteren. In: Troschel's Archiv für N. Jahrg. 29, Bd. V.
8. Uljanin's Resultate über die Entwickelung des Stachels der Arbeitsbiene. In: Sitzungsberichte der zool. Abt. d. III. Vers. russ. Naturforscher in Kiew (Z. f. w. Z. XXII, S. 289—290).
9. Kraepelin, Dr. C., Untersuchungen über den Bau, Mechanismus und die Entwickelungsgeschichte des Stachels der bienenartigen Tiere. Mit Tafel XV, XVI. (Z. f. w. Z. XXIII, S. 289—330.)
10. Forel, A., Les Fourmis de la Suisse. Zürich 1874.
11. Dewitz, Dr. H., Über Bau und Entwickelung des Stachels der Ameisen. Mit Tafel XXVI. (Zeitschr. f. w. Z. XXVIII, S. 527—556.)
12. Forel, Der Giftapparat und die Analdrüsen der Ameisen. (Z. f. w. Z. XXX, Supplementband, S. 28—68.)
13. Sir John Lubbock, Bees, Wesps and Ants. London, Kegan, Paul, Trench & Co. 1882. Seitdem oft aufgelegt.

Diese vorstehend genannten Arbeiten zerfallen dem Inhalte nach in 4 Gruppen: Arbeiten zur Systematik (Meinert; Forel, Fourmis), zur Biologie (Forel, Fourmis; Lubbock), zur Anatomie (Kraepelin; Dewitz; Forel; Dufour; Meckel; Leydig; Meinert; Sollmann; Fenger) und zur Entwickelungsgeschichte (Ratzeburg; Uljanin; Kraepelin; Dewitz).

Von diesen Gruppen ist für die vorliegende Untersuchung besonders wichtig die entwickelungsgeschichtliche, und hier wieder schien ihrem Titel nach zuerst die Arbeit von Ratzeburg Beachtung zu verdienen. Allein bei ihrer Durchsicht zeigte sich, daß darin für den Zweck einer vergleichenden Betrachtung des Giftapparates der von mir in der Einleitung angeführten Familien so gut wie nichts zu finden ist, da Ratzeburg sich im wesentlichen darauf beschränkt, die äußeren Formverhältnisse zu beschreiben und abzubilden, welche die Larven von Formica rufa ♀ im Laufe ihrer Entwickelung zeigt, jedenfalls aber weder die Entwickelung des Giftapparates bei dieser Art einer Untersuchung unterzogen, noch auch die Beschreibung ausgedehnt hat auf diejenigen anderer Familien, welche für unsere Frage noch in Betracht kommen. Dagegen ist Kraepelin's Arbeit sehr wohl zu benutzen gewesen;

denn wenn sie sich auch bloß auf die Entwickelungsgeschichte des Stachels bei Apis mellifica beschränkt und hier, wie Verf. selbst angiebt, auch nur die bedeckelten Stadien des Tieres in Untersuchung nimmt, und wenn ferner Verf. auch darauf verzichet hat, den Giftapparat in Schnittserien zu zerlegen — was für das Studium der histologischen Verhältnisse gar nicht zu umgehen ist — so sind doch, wie ich glaube behaupten zu dürfen, die Resultate, zu denen er gelangt ist, durchgehends als gesichert und im wesentlichen auch — in der Beschränkung, die er sich selbst auferlegt hat — als erschöpfend vollständig zu betrachten. Daß von Uljanin's Arbeit, die ja ebenfalls die Entwickelungsgeschichte des Stachels von A. m. zum Gegenstand hat, nur ein kurzer Auszug benutzt werden konnte, ist im Interesse der Sache namentlich auch deshalb zu bedauern, weil nach Angabe des Berichtes Uljanin auch Vespa auf die Entwickelungsgeschichte ihres Stachels hin untersucht hat und seine Arbeit über diesen Gegenstand die einzige ist, die ich für V. erwähnt finde.

Über die Entwickelungsgeschichte des Stachels bei Myrmiciden lag eine Arbeit bis jetzt überhaupt nicht vor, dagegen eine solche über die „Entwickelung des Stachel- und Giftapparates bei Formica rufa (Arbeiter)“ von Dewitz. Auch hier wird die Entwickelung erst vom Stadium der erwachsenen Larve an verfolgt, auch hier ist auf eine Zerlegung in Schnittserien verzichtet worden. Die Anatomie des Giftapparates, wie er sich bei den erwachsenen Tieren von A., V., M. und F. entwickelt findet, ist in den vorliegenden Schriften mehrfach bearbeitet worden:

für A. von Dufour und Kraepelin, dessen Arbeit zugleich die beiden früheren Arbeiten von Sollmann und Fenger kritisch würdigt;

für V. ebenfalls von Dufour und Kraepelin;

für M. von Dufour, Meinert, Kraepelin, Dewitz und Forel;

für F. von denselben Forschern.

Danach dürfte für das Stadium der erwachsenen Tiere die anatomische Untersuchung wohl im wesentlichen als abgeschlossen angesehen werden; dagegen konnte eine vergleichende Untersuchung der Entwickelungsgeschichte des Giftapparates bei A., V., M. u. F., wenn sie auch die jüngsten Stadien berücksichtigte, mit Rücksicht auf die zur Diskussion gestellte Frage noch Resultate erwarten lassen. Diesen Erwägungen verdankt die nachfolgende Arbeit ihre Entstehung und Gliederung.

Vertiefen wir uns zuerst in die notwendigen Einzeluntersuchungen.

Ich beginne zunächst mit der Beschreibung dessen, was ich bei **Apis mellifica** ♀ gesehen habe.

Erstes Stadium[1]). Die erste Anlage der Giftdrüse finde ich auf einem Stadium, wo die segmentierte Larve einen Querdurchmesser von noch nicht ganz $^1/_2$ mm hat, bei einer Länge von etwa 2 mm. Die Länge ist schwer zu messen, da Larven von dieser Größe, sowie auch jüngere — und noch mehr ältere — sich, wie schon erwähnt, in sagittaler Richtung stark krümmen, unter Umständen bis fast zum vollen Kreise, um in dem Lumen der engen Zelle, auf deren Boden sie horizontal liegen, ihre Körper überhaupt unterzubringen. Ich werde daher für alle folgenden Stadien bloß den Querdurchmesser angeben, was immer auch einen Schluß auf den Längsdurchmesser zuläßt, da dieser mit zunehmendem Querdurchmesser auch entsprechend zunimmt.

Jedenfalls aber erscheint die erste Anlage bei weitem früher, als dies der Fall ist nach der Darstellung Kraepelin's, der als das früheste Stadium, welches er zu beobachten Gelegenheit hatte, die Larve angiebt, wie sie im Begriff ist, aus der gekrümmten Lage nach erfolgter Eindeckelung in eine gestrecktere überzugehen. Ich werde die Anlage immer von ihrem vorderen, d. h. dem Kopfe zugekehrten Ende nach hinten zu verfolgen und auch die Leitungswege der Geschlechtsprodukte mit in den Kreis der Beobachtung ziehen, da Teile der Giftdrüse, nämlich Stachel und Stachelscheiden, den Weg bilden, auf welchem die Geschlechtsprodukte nach außen gelangen. Die Anlage beginnt in einer Entfernung von 0,20 mm vom Hinterleibsende — und zwar in der Gegend der drittletzten Trachee — mit einer quer über die Medianlinie des Unterleibes in einer Breite von 0,02 mm hinwegreichenden, kaum merklichen Verdickung des allgemeinen Körperepithels. Hervorgerufen wird die Verdickung dadurch, daß sich zwischen die Zelllage des einschichtigen allgemeinen Körperepithels und diejenige der darunterliegenden Tracheenwandung eine einzige Lage

---

1) Die in der nachfolgenden Arbeit für A., V., M. und F. beschriebenen Entwickelungsstadien stellen vielleicht nicht immer wichtige Abschnitte in der Entwickelung der betr. Art dar; ich habe gleichwohl geglaubt, von keinem der beobachteten Stadien die Beschreibung weglassen zu sollen, da die Entwickelung natürlich um so genauer verfolgt werden kann, über je mehr Stadien Beobachtungen vorliegen.

von Zellen einschiebt. Zu verfolgen ist die Verdickung auf eine Erstreckung von 0,03 mm. Unter der vorletzten Trachee findet sich 0,03 mm weiter nach hinten eine zweite Verdickung, ebenfalls quer über die Medianlinie des Unterleibes hinwegreichend, aber hier in einer Breite von 0,06 mm. Diese Verdickung ist etwas beträchtlicher als die eben erwähnte. Ihre Länge beträgt 0,02 mm. Unter der letzten Trachee, 0,02 mm weiter nach hinten, findet sich eine dritte Verdickung des Epithels, ebenfalls über die Medianlinie des Unterleibes quer hinüberreichend, und zwar in derselben Breite wie die vorhergehende, und ebenso beträchtlich wie diese. Ihre Länge beträgt 0,04 mm.

Zweites Stadium. Querdurchmesser 1 mm. Hier beginnt die Anlage in einer Entfernung von 0,86 mm vom Hinterleibsende mit einer beiderseits symmetrisch zur Medianlinie des Unterleibes liegenden, nur eben angedeuteten Verdickung des Epithels, die sich auf eine Erstreckung von 0,12 mm verfolgen läßt. Eine Einsenkung des Epithels ist nicht vorhanden. 0,06 mm weiter nach hinten beginnt eine zweite, ebenfalls beiderseits zur Medianlinie an der Ventralseite auftretende, etwas stärkere Verdickung des Epithels. An der verdickten Stelle zeigt sich das Epithel etwas eingesunken, so daß beiderseits eine ganz seichte Furche entsteht. Sie ist zu verfolgen über eine Streke von 0,88 mm. 0,04 mm weiter nach hinten folgt sodann, etwas mehr der Medianlinie genähert, als die vorige Einsenkung, an einer Stelle, wo ein besonders starkes Bauchganglion auftritt, eine neue Einsenkung des Epithels, ebenfalls verbunden mit einer Verdickung desselben. Auf dem ersten Schnitte, wo diese Verdickung auftritt, liegt dieselbe noch dicht unter dem Epithel, rückt dann aber schon mit dem nächsten Schnitte (0,01 mm weiter) in dasselbe selbst ein. Sie reicht 0,12 mm weit und endet also in einer Entfernung von 0,44 mm vom Hinterleibsende.

Drittes Stadium. Querdurchmesser etwa $1^1/_4$ mm. Die auf dem ersten Stadium nur eben angedeutete, am meisten nach vorn gelegene Verdickung des Epithels, hier 1,36 mm vom Hinterleibsende beginnend und über eine Länge von 0,12 mm zu verfolgen, wird hier schon deutlicher und ist begleitet von einer Einsenkung des Epithels an der betreffenden Stelle. An einer Stelle ihres Verlaufs zeigt sich unter dem verdickten Epithel jederseits ein kleines Bläschen. Dieses Bläschen gehört zum Genitalapparat und stellt die erste Anlage der am unteren Teile des Eileiters liegenden Erweiterung dar. Nun folgt ein Raum von 0,24 mm

Länge, wo am Epithel keinerlei Verdickung zu bemerken ist. Dann beginnt das Epithel sich ein zweites Mal symmetrisch zur Sagittalebene rechts und links einzusenken und zu verdicken, und zwar auf eine Entfernung von 0,16 mm. Nach einem weiteren Zwischenraum von 0,06 mm, wo keine Verdickung des Epithels vorhanden, beginnt die dritte Verdickung desselben, an der ganz sanft eingebogenen Ventralseite des Tieres auf eine Länge von 0,20 mm, anfänglich zwei seitwärts symmetrisch von der Medianlinie, und zwar dicht unter dem Epithel liegende Hälften aufweisend, die jedoch bald sich in eine breite Fläche vereinigen und an die Oberfläche des Epithels treten. Die Anlage endet also hier in einer Entfernung von 0,58 mm vom Hinterleibsende.

Viertes Stadium. Querdurchmesser etwa $1^1/_2$ mm. Die Anlage der am unteren Teile des Eileiters liegenden Erweiterung, 0,96 mm vom Hinterleibsende beginnend, 0,16 mm lang. Die beiden Bläschen werden größer. Darauf ein Zwischenraum von 0,06 mm ohne Verdickung des Epithels. Nun folgt die zweite Einsenkung des Epithels auf einer Länge von 0,24 mm. Es liegt hier offenbar die Tendenz vor, jede der beiden durch das Einsinken des Epithels entstandenen Furchen durch einen in ihrer Mitte verlaufenden Grat in zwei zu zerlegen. Jede Furche ist nur in ihrem mittleren Teile offen; an beiden Enden wölbt sich das Epithel über die Furche herüber, und es entsteht an jedem Ende jederseits ein Säckchen, das aber mit der Furche in offener Kommunikation bleibt. Die zweite und dritte Einsenkung rücken sehr nahe aneinander; zwischen ihnen ist nur ein Raum von 0,02 mm, der keine Verdickung des Epithels zeigt. Nunmehr folgt in einer Länge von 0,26 mm die hintere Anlage, beginnend mit zwei zu beiden Seiten der Medianlinie, aber dieser sehr genähert, dicht unter dem Epithel gelagerten Säckchen, die nach einem Verlaufe von 0,08 mm sich jedes zu einer Furche öffnen, zwischen welchen ein medianer Kanal verläuft, jederseits begrenzt von einem Wulste. Bald verflacht sich der Wulst und mit ihm auch der mediane Kanal, während die Furche beiderseits bestehen bleibt. Dadurch vergrößert sich dieselbe, und ihre medianen Ränder rücken einander so nahe, daß sie sich zu einem scharfen Grate aneinanderlegen, der sich jedoch schließlich ebenfalls verflacht.

Fünftes Stadium. Querdurchmesser $1^1/_2 - 1^3/_4$ mm. Anlage der am unteren Teile der Eileiter liegenden Erweiterung 1,70 mm vom Hinterleibsende beginnend, 0,16 mm lang. Man sieht hier schon die Einmündung der Eileiter in diese Erweite-

rungen. Ein Zwischenraum von 0,04 mm trennt das hintere Ende dieser Anlage von dem Vorderende der zweiten Einsenkung. Dieselbe, 0,24 mm lang, stellt anfangs jederseits eine Furche dar; bald erheben sich jedoch in jeder dieser Furchen zwei scharfe Grate neben einander. Weiterhin wölbt sich das Epithel über diese Furche weg, so daß die Anlage nach hinten auch hier in zwei kurze Säckchen ausläuft. Die dritte Einsenkung, welche nach einem Zwischenraum von 0,06 mm auf die zweite folgt, ist 0,28 mm lang. Auch hier erscheinen am vorderen Ende zwei einander sehr genäherte Säckchen in der schon auf dem vorigen Stadium geschilderten Lage; indem ihre ventralen Begrenzungsflächen sich voneinander entfernen, entsteht an Stelle von zwei getrennten Säckchen ein Hohlraum, an dem man die Rinne und die beiden Wülste des vorigen Stadiums, seitwärts von jedem Wulste aber die Furche erkennt. Die Oberfläche dieser beiden Wülste wird nach und nach mehr horizontal. Endlich verflachen sich die beiden Wülste, und es bleibt nur übrig eine breite, ziemlich flache Furche in der Medianlinie des Ventralteils mit fast senkrechten Wänden und einem wagerechten Boden mit einem kleinen, stumpfen, ventralwärts vorspringenden Grat in der Mitte; schiefwinklig gegen diese senkrechten Wände springt das Epithel zu beiden Seiten zurück, so daß die breite Furche sich begrenzt zeigt von zwei scharfen Leisten des Epithels. Alle drei Anlagen zeigen schwache Andeutungen von Muskeln unter den entsprechenden Verdickungen des Epithels.

Sechstes Stadium. Querdurchmesser etwa $2^1/_2$ mm. Anlage der am unteren Teile des Eileiters liegenden Erweiterung 2,08 mm vom Hinterleibsende beginnend, über eine Erstreckung von 0,16 mm hinwegreichend. Zwischen dem hinteren Ende dieser Anlage und dem Vorderende der zweiten Einsenkung ein Zwischenraum von 0,22 mm, ohne irgendwelche Verdickung. Dann folgt die zweite Einsenkung: die beiden scharfen Grate jederseits sind verschmolzen zu einem Wulste, der sich von der Medianlinie ganz scharf wegbiegt, so daß seine weggebogenen Ränder fast horizontale Lage erhalten und der übrigbleibende Teil der Einsenkung jederseits unter den weggebogenen Rand zu liegen kommt. Wir haben hier die erste Anlage der Stechborsten vor uns. Die Einsenkung ist wieder in der Mitte ihres ganzen Verlaufes am tiefsten. Nach einem Zwischenraum von 0,04 mm beginnt der dritte Teil der ganzen Anlage: es kommt hier nicht mehr zur Bildung zweier Säckchen am vorderen Ende dieses dritten Teils,

sondern es legt sich sogleich ein einziger Hohlraum an, der auch hier wieder Rinne, Wülste und Furchen wie im vorigen Stadium zeigt. Die Rinne bleibt bestehen bis zu der Stelle, wo sich die beiden Wülste vom Epithel loslösen und auf eine Entfernung von 0,08 mm als konisch zulaufende Zapfen frei gegen das Hinterleibsende des Tieres hervorragen. Dies ist die erste Anlage der Stachelscheiden. Bemerkenswert ist der Ansatz je eines kräftigen Muskels an jeder Seite der Rinne, innerhalb welcher die Stachelscheiden liegen. Die Muskeln verlaufen in der Querrichtung des Körpers.

Siebentes Stadium. Querdurchmesser etwa $3^1/_4$ mm. Anlage der am unteren Teile der Eileiter liegenden Erweiterung 2,42 mm vom Hinterleibsende beginnend, sich über eine Entfernung von 0,48 mm erstreckend. Dann folgt ein Zwischenraum von 0,16 mm, ohne Verdickung des Epithels. Darauf die Anlage der Stechborsten, hier 0,42 mm lang, in der vom vorigen Stadium bekannten Weise. Daran schließt sich unmittelbar die Anlage der Schienenrinne, die hier zum erstenmale erscheint. Als eigentliche Rinne tritt dieselbe auf in einer Erstreckung von 0,22 mm. Dorsalwärts von ihr, aber aus ihr hervorgegangen und mit ihr im Zusammenhang bleibend, zeigt sich auf eine Erstreckung von 0,10 mm ein Schlauch, der ziemlich parallel mit ihrer dorsalen Kante und dieser sehr nahe bleibend nach vorn verläuft. Dies ist die erste Anlage der Giftblase. Die eigentliche Rinne entsteht aus zwei freien konischen Zapfen, deren hintere Enden 0,96 mm vom Hinterleibsende symmetrisch zur Medianlinie des Körpers unter dem Bauche liegen. Diese Zapfen sind von ihrem freien Ende nach vorn auf eine Entfernung von 0,28 mm zu verfolgen, wobei ihr Querschnitt aus der Kreisform immer mehr in die einer dorsiventral gestreckten Ellipse übergeht. Weiter nach vorn verwachsen sie mit der Bauchseite des Tieres und lassen zwischen sich einen engen, ziemlich tiefen Kanal, eben die Schienenrinne. Die Schienenrinne wird symmetrisch von zwei Wülsten begrenzt, die sich weiter nach hinten vom Unterleibe abheben und dann ebenfalls als freie Zapfen, in gleicher Höhe wie die beiden Zapfen der Schienenrinne, aber von weit größerem Querschnitte, nach hinten hervorragen. Ihre freien Enden haben eine Länge von 0,10 mm. Es sind dies wieder die Stachelscheiden.

Achtes Stadium. Querdurchmesser etwa $3^1/_2$ mm, Höhendurchmesser etwa $2^1/_2$ mm; Larve im Verhältnis zu ihrer Höhe auffallend breit, die Zelle oft bis zur Hälfte ihrer Höhe ausfüllend.

Anlage der am unteren Teile des Eileiter liegenden Erweiterung 2,02 mm vom Hinterleibsende entfernt, die Anlage selbst über eine Erstreckung von 0,35 mm zu verfolgen. An ihrem hinteren Ende beginnt die Anlage damit, daß sich vom Epithel der Unterleibswand unter sehr flachem Winkel mit dieser ein Kanal in das Innere des Körpers einsenkt, dessen Stelle schon weiter hinten durch eine Rinne angedeutet war, deren Boden horizontal liegt, während ihre beiden Seitenränder, ursprünglich fast senkrecht stehend, sich mehr und mehr in spitzem Winkel gegen den Boden zusammenneigen. Diese Rinne ist selbst wieder die Fortsetzung einer hinten tief und schmal beginnenden, nach und nach jedoch flacher und breiter werdenden Furche, welche dadurch entsteht, daß die beiden im hinteren Teil ihres Verlaufs wagerecht gerichteten, dann aber in einem scharfen Bogen nach oben umbiegenden Stechborsten jederseits an den Unterleib anwachsen. Der eben erwähnte Kanal ist der Eingang; unter ihm zeigt das Epithel der Leibeswand die Tendenz, sich über einer breiten und sehr flachen Spalte zusammenzuwölben. Doch kommt auf diesem Stadium die Spalte noch nicht zum vollständigen Verschluß. Über dem in das Innere der Leibeswand eindringenden Kanale des Eiergangs liegt ein Bauchganglion, schon zu sehen 0,17 mm vor der Eintrittsstelle des Kanals und als solches auf eine weitere Strecke von 0,15 mm zu verfolgen, wonach es in zwei parallel nebeneinander laufende Nervenfäden sich auflöst, die schon nach Verlauf von 0,11 mm abermals zu einem Ganglion zusammentreten. Indem nun der Kanal dorsalwärts immer weiter emporrückt, muß er schließlich dem nur wenig darüberliegenden Ganglion ausweichen, wobei er sich in zwei Kanäle spaltet, die rechts und links vom Ganglion dorsalwärts ihren Weg weiter verfolgen und in der Mittellinie durch einen unpaaren Gang verbunden sind. Die Furche nebst Rinne ist 0,35 mm lang. 0,09 mm von ihrem hinteren Ende, dort, wo die Rinne am tiefsten ist, gliedert sich von ihrem Boden ein kleiner, parallel zur Rinne nach hinten gerichteter Kanal ab, der 0,03 mm lang ist. Ihrer Lage nach kann dies nur die erste Anlage der sog. Schmierdrüse sein. Die Funktion, welche ihr KRAEPELIN in Übereinstimmung mit LEUCKART zuschreibt, nämlich die Stechborsten einzuölen, damit sie auf den beiden Leisten der Schienenrinnen unbehindert hin- und hergleiten können, würde zugegeben werden dürfen, wenn nicht gerade bei Myrmica, wo der Stachel offenbar viel weniger zur Verwendung gelangt, und noch mehr bei Formica, die gar keinen funktionsfähigen Stachel

hat, sich die betr. Drüse verhältnismäßig viel besser ausgebildet zeigte als bei Apis und Vespa. Vielleicht ist die Vermutung Forels richtiger, daß sie zum Geschlechtsapparat in Beziehung steht. Das hintere Ende der Stachelscheiden liegt 0,64 mm von der Hinterleibsspitze, sie heben sich auf eine Entfernung von 0,20 mm von der Unterleibswand ab und erweisen sich als hohl. Weiter nach vorn sind sie noch eine Strecke weit an der Unterleibswand als seitlich die Schienenrinne begrenzende Wülste zu sehen. Die Schienenrinne endet auch hier hinten mit zwei freien Zapfen, und zwar 0,68 mm von der Hinterleibsspitze; diese Zapfen sind 0,41 mm lang. Mit ihren einander zugekehrten Seitenflächen liegen sie auf ihrem ganzen Verlaufe (nur die letzten 0,10 mm nicht) einander dicht an. Die Stechborsten enden 0,90 mm von der Hinterleibsspitze und ragen frei am Unterleibe hervor auf einer Länge von 0,24 mm. Sowie die Vereinigung der beiden Schienenrinnenhälften mit dem Unterleibe eingetreten ist, erscheint zwischen Darm und Schienenrinne, aber mit keinem von ihnen in Verbindung, die erste Andeutung eines Lumens, das schon 0,02 mm weiter nach vorn deutlich zu erkennen ist und sich 0,10 mm weit verfolgen läßt; es rückt in seinem vorderen Verlaufe immer weiter nach dem Boden der Schienenrieme zu, verschmilzt jedoch auf diesem Stadium noch nicht mit ihm, sondern hört schließlich auf. Wir haben hier wiederum vor uns die Anlage der Giftdrüse, und zwar die des ausführenden Teiles derselben, der Giftblase; schon auf einem früheren Stadium konnten wir sie konstatieren. Auf demselben Schnitte, auf dem die Vereinigung der beiden Schienenrinnenhälften mit dem Epithel der Ventralseite zu sehen ist, zeigt sich ventralwärts von den Wülsten, welche die Überreste der Stachelscheiden darstellen, jederseits das hintere Ende einer Stechborste in der schon beschriebenen Weise; der von hier aus nach vorn gelegene Teil der Schienenrinne verflacht sich, sobald die Giftblase in die Schienenrinne eingetreten ist. Schon 0,10 mm weiter nach vorn von diesem Punkte ist sie völlig verschwunden. Das Epithel der Anlage zeigt sich von diesem Stadium ab an denjenigen Stellen, wo dieselbe ihre höchste Ausbildung erreicht, überzogen von einer zelllosen, aus mehreren Lagen bestehenden Cuticula.

Neuntes Stadium. Querdurchmesser etwa 4 mm. Hinteres Ende der am unteren Teile der Eileiter liegenden, die Verbindung mit dem Eiergang herstellenden Erweiterung 2,72 mm von der Hinterleibsspitze. Die Anlage verfolgbar über eine Erstreckung

von 0,28 mm. Die auf dem vorigen Stadium auftretende, unter dem Eiergange liegende Spalte kommt auf diesem Stadium auf eine sehr kurze Strecke zu fast völligem Verschlusse. Bei 1,90 mm zeigen sich die Querschnitte der beiden Stechborsten, bis zu 2,16 mm frei unter dem Unterleibe liegend, von da ab angewachsen, zwischen sich eine Rinne lassend, die sich bis 0,44 mm erstreckt und dabei zuletzt flacher und breiter wird. 0,03 mm hinter der Stelle, wo die Stechborsten mit dem Unterleibe verwachsen, zeigt sich über der zwischen ihnen liegenden Rinne ein Kanal, der sich auf eine Entfernung von 0,11 mm nach vorn verfolgen läßt und dort in die Rinne einmündet. Hinter ihm mündet ein zweiter, 0,03 mm langer Kanal ebenfalls von hinten her in die Rinne ein, und zwar 0,21 mm von der Mündung des ersteren entfernt unmittelbar vor der Stelle, wo die Giftblase in die Schienenrinne eintritt. Dieser zweite Kanal entspricht seiner Lage und auch seiner Länge nach der Schmierdrüse, die auf dem vorigen Stadium zum erstenmal auftrat. Der erste längere Kanal kann alsdann nichts anderes sein als das Receptaculum seminis. Auch hier noch zeigt sich die Schienenrinne aus zwei Teilen bestehend, die aber in der ganzen Länge ihres Verlaufes mit ihren einander zugekehrten Flächen aneinander gewachsen sind, doch so, daß eine Naht die Stelle der Verwachsung noch erraten läßt. Diese Verwachsung reicht aber nicht über die ganzen einander zugekehrten Flächen, sondern bloß über einen Teil ihrer Breite, so daß an ihrem unteren Teile ein offener Halbkanal entsteht; erst von da, wo diese beiden Hälften an den Unterleib angewachsen sind, wird dieser Halbkanal tiefer und setzt sich später sogar direkt zur Giftblase fort. Die Verwachsung beider Hälften der Schienenrinne mit dem Unterleibe erfolgt bei 1,48 mm; die durch sie gebildete Rinne ist zu verfolgen bis 2,08 mm; die Hälften der Schienenrinne ragen als freie Zapfen unter dem Unterleibe hervor von 1,84 mm bis 1,52 mm; von 1,84 mm bis 1,70 mm erscheint die Giftblase als eine dorsale, spindelförmig gestaltete Erweiterung der Schienenrinne. Der hintere Teil der Spindel stellt die erste Anlage des Drüsenschlauches, der vordere, sich in die Schienenrinne fortsetzende, die erste Anlage des Giftkanals dar. Die Stachelscheiden erstrecken sich frei unter dem Unterleibe von 1,52 mm bis zu 1,34 mm; von 1,52 mm nach vorn sind sie mit dem Unterleibe verwachsen und noch auf eine längere Strecke als Wulst neben der Schienenrinne zu verfolgen.

Zehntes Stadium. Querdurchm. etwa $4^1/_4$ mm. Hinteres

Ende der am unteren Teile der Eileiter liegenden Erweiterung 2,77 mm von der Spitze des Hinterleibes, von da bis zu 3,08 mm nach vorn reichend. Bei 2,38 mm beginnt der Eiergang mit einem Lumen von Gestalt eines verkehrt stehenden ⊤, mit kurzem senkrechten und etwa dreimal so langem wagrechten Schenkel. Dieses Lumen ist entstanden aus einem Hohlraum, in welchen sich die beiden Stechborsten zuletzt auf eine Erstreckung von 0,06 mm zurückziehen, bis sie beide seitlich mit der Unterleibswand verwachsen. Der Hohlraum selbst, von ungefähr flach linsenförmigem Querschnitt, wird dorsal wie ventral vom Unterleibe begrenzt, liegt also ganz innerhalb desselben, wenn auch nahe der tiefsten Stelle; unterhalb dieses Lumens zeigt sich der Ventralteil eines Segments, durch eine breite, flachgewölbte, hier völlig geschlossene Spalte vom eigentlichen Unterleibe getrennt. Diese hier zum erstenmale völlig geschlossene Spalte ist die Scheide. Von der ⊥-förmigen Figur bleibt schließlich nur der wagrecht liegende Teil übrig; indem sich der Eiergang jetzt mehr und mehr hebt, je weiter er in den Körper nach vorn eindringt, wird er auch hier durch das letzte Bauchganglion, das senkrecht über ihm liegt, gezwungen, sich in zwei Hälften zu trennen, welche die Tendenz zeigen, sich dorsalwärts zu den rechts und links vom Darmlumen gelegenen Eileitern zu verlängern. Da das Bauchmark schon auf Stadien zu sehen ist, die noch keine Spur einer Anlage des Geschlechtsapparates zeigen, so wird es erlaubt sein zu sagen, daß der Bauchstrang den Eiergang zwinge, ihm beiderseits auszuweichen, und nicht etwa, daß der Bauchstrang an der Stelle, wo der Eiergang sich in zwei Hälften spalte, über den Winkel dieser Gabel hinweg sich nach dem Ende des Hinterleibes begebe. Auf diesem Stadium treten indes von diesen Eileitern scheinbar nur Spuren auf, in Gestalt kurzer fadenförmiger Stückchen mit einem engen Kanal; denkt man sich aber die in den aufeinanderfolgenden Schnitten sichtbaren Fadenstücke auf eine Ebene projiziert, so erhält man den Faden des Eileiters in ziemlicher Länge. Von den dorsalen Fortsätzen der Eileiter, den Eiröhren, ist jedoch hier noch keine Spur zu sehen. Unmittelbar über der Scheide beginnt an der Stelle, wo der Eiergang zum erstenmale den ⊥-Querschnitt zeigt, ein kleiner kreisrunder Kanal, der auf eine Entfernung von 0,22 mm nach vorne zu verfolgen ist und zuletzt in den Eiergang mündet; es ist dies das (bei Apis mellifica ♀ verkümmerte) Receptaculum seminis. Dasselbe erstreckt sich von hinten nach vorn

und mündet in den Eiergang an der Stelle, wo derselbe sich in zwei Hälften teilt.

Die sog. Schmierdrüse ist hier undeutlich zu sehen, man erkennt wohl den kreisförmigen Querschnitt des Ganges, aber es fehlt ihm das Lumen.

Die Giftblase beginnt bei 2,00 mm und endet bei 2,26 mm. Sie ist hier, gegenüber dem Befunde des vorigen Stadiums, stark verlängert und verjüngt sich an ihrem vorderen Teile langsam, an ihrem hinteren rascher; ihr hinteres Ende mündet unmittelbar in die Schienenrinne, die an dieser Stelle sehr hoch ist. Die Stechborsten ragen am Unterleibe frei hervor von 2,34 mm bis zu 1,30 mm; von ihrem Vorderende nach vorn zu verwachsen sie, wie schon erwähnt, mit der Unterleibswand und bilden von der ⊥-Figur die beiden rechten Winkel. Die Schienenrinne, nur im vorderen Vierteil ihres freien Verlaufes deutlich in zwei Hälften zerfallend, liegt frei unter dem Unterleibe von 2,02 mm bis 0,72 mm, von da ab ist sie mit dem Unterleibe verwachsen und als Rinne zu verfolgen bis 2,24 mm. Die Stachelscheiden sind frei von 1,62 mm bis zu 0,96 mm; von da nach vorn zu erscheinen sie beiderseits der Schienenrinne als schützende Wülste und sind zu verfolgen bis 2,20 mm. Jeder dieser beiden Wülste zeigt hier noch einen Querschnitt von einfacher Kontur ohne weitere Differenzierung. Von 2,08 mm bis 1,84 mm setzen sich an diese beiden Wülste jederseits zwei Muskeln an, die einander unter sehr spitzem Winkel kreuzen. Es verläuft nämlich jederseits ein Muskel vom äusseren oberen Rand des Wulstes nach dem inneren unteren und ebenso jederseits ein anderer von dem inneren oberen nach dem äusseren unteren. Die Muskeln zerfallen hier zum erstenmal deutlich in Fasern; die Fasern sind quer gegen die Längsachse des Körpers gerichtet.

Elftes Stadium. Querdurchm. etwa $4^1/_4$ mm.

Dieses Stadium ist dadurch ausgezeichnet, daß das anfänglich nach vorn geschlossene Lumen des Eierganges sich nach der ventralwärts von ihm gelegenen, beim vorigen Stadium erwähnten Spalte zu öffnet, so daß nunmehr ein Hohlraum entsteht. Dieser Hohlraum, die Scheide, ist zu verfolgen über eine Erstreckung von 0,10 mm nach hinten; dann beginnt der Ventralteil des Segmentes in der Mitte mehr und mehr auseinander zu klaffen, doch so, daß zwischen den auseinanderklaffenden Rändern eine zarte Haut als Verbindung zu sehen ist. Plötzlich jedoch verschwindet auch diese, so daß sich nunmehr anstatt der Scheide eine unten offene Spalte

zeigt, beiderseits begrenzt von dem angewachsenen Anfange der Stechborsten; unmittelbar über dieser offenen Spalte liegt auch hier wieder das Receptaculum seminis, das sich von ihr an einer Stelle abgliedert, wo der Ventralteil des Segmentes in der Mitte noch geschlossen ist, und das sich auf 0,12 mm ihr aufliegend nach hinten erstreckt. Die offene Spalte verschwindet bald gleichfalls. Die Giftblase, dorsal in die aus den beiden Hälften der Schienenrinne durch Verwachsung entstandene, unten offene Rinne einmündend, ist hier zu verfolgen auf eine Entfernung von 0,36 mm, nämlich von 4,14 mm bis zu 3,78 mm; schon hier zeigt sie die charakteristische Krümmung, die sie im erwachsenen Zustande auszeichnet, außerdem aber auch einen nach hinten gelegenen kurzen Hals und ein in einen feinen Kanal ausgezogenes Vorderende. Die Stechborsten erscheinen hier zum erstenmale auf ihrer der Schienenrinne zugekehrten Fläche mit der Andeutung des Falzes, der bestimmt ist, eine Leiste der Schienenrinne in sich aufzunehmen und so den Giftweg, soweit er im Stachel verläuft, nach unten abzuschließen. Die Stechborsten ragen frei am Unterleibe hervor von 4,66 mm bis zu 3,60 mm. Die Schienenrinne zeigt auf diesem Stadium in ihrem Endteile nicht einmal mehr einen Verwachsungsstreifen, sondern besteht aus einem einzigen Stücke und läßt schon hier den hufeisenförmigen Querschnitt erkennen, den sie von jetzt ab wenigstens in dem größeren Teile ihres Verlaufes auf allen weiteren Stadien beibehält. Sie liegt frei unter dem Unterleibe von 4,66 mm bis zu 3,60 mm.

Die Stachelscheiden erscheinen hier vertikal am Unterleib herabhängend, ziemlich lang und in ihrer Gestalt bereits sehr an die erwachsene Stachelscheide erinnernd; auch an einem anderen Exemplar derselben Entwickelungsstufe finde ich dasselbe Verhalten. Bemerkenswert ist auf diesem Stadium auch die eigentümliche Kannelierung der neben dem vorderen Theile der Schienenrinne beiderseits verlaufenden Wülste; da sie nach hinten in die Stachelscheiden ausgehen, so können sie nichts anderes sein, als die Anlage der sogen. oblongen Platte; die äussere Hälfte dieser Kannelierung deutet die Anlage der sog. quadratischen Platte an, die von jener nach aussen liegt. Die Schmierdrüse habe ich hier nicht auffinden können, vielleicht ist sie bei Anfertigung des Präparates weggespült worden. Die bei der Besprechung des vorigen Stadiums erwähnten Muskeln zeigen sich auch hier an der entsprechenden Stelle, d. h. kurz hinter dem Punkte, wo die Giftblase in die Schienenrinne einmündet.

Zwölftes Stadium. Größte beinlose Larve. Querdurchm. etwa 4 mm.

Vom Geschlechtsapparat zeigen sich entwickelt: 1. die paarigen Eiröhren, 2. die paarigen Eileiter, 3. der unpaarige Uterus, 4. die unpaarige Scheide. Die erste Andeutung der Eiröhren findet sich 3,02 mm vom Hinterleibsende entfernt; dieselben sind von da nach vorn über eine Erstreckung von 1,12 mm zu verfolgen. Sie liegen oberhalb des Darmes rechts und links und stellen sich jederseits dar als eine Anzahl von wenigen (4—5) Schläuchen, von einer gemeinsamen Hülle umgeben und so gewissermaßen eine Art spindelförmiges Packet darstellend. Die Schläuche enthalten Eikeime in verschiedenen Entwickelungsstufen. Alle Schläuche münden mit ihren unteren Enden in einen gemeinsamen Kanal, den Eileiter, der von den aufeinanderfolgenden Schnitten nach und nach in seiner ganzen Länge getroffen wird, so daß man, wenn man sich alle Schnitte auf eine Bildebene projiziert denkt, das zusammenhängende Bild des Eileiters samt seinen unteren Erweiterungen erhält. Die beiden Eiröhrenpackete neigen nach oben zusammen unter einem Winkel von 45—50° und verschmelzen hier, über dem Darme, schließlich miteinander unter Vermittelung eines unpaaren Zwischenstückes, in welchem Eikeime nicht auftreten. Die Durchschnitte der Eiröhren sind zu verfolgen auf eine Erstreckung von 0,38 mm; dann erscheint auf den Schnitten nur noch das unpaare Zwischenstück, das als runder, immer kleiner werdender Vollstrang auf eine weitere Erstreckung von 0,78 mm zu sehen ist und das ich auch an anderen Exemplaren derselben Entwickelungsstufe nachzuweisen vermag. Die Eileiter steigen als zarte Kanäle beiderseits des Darmlumens herunter und münden zunächst in die beiden Erweiterungen, die schon auf sehr frühen Stadien auftreten; sie vereinigen sich nach unten zu einem unpaaren, birnförmigen Sacke mit ziemlich enger unterer Oeffnung. Dies ist der Uterus; seine beiden nach oben erweiterten Fortsätze, die sich dann in die beiden Eileiter verjüngen, könnte man die Uterushörner nennen; jedes derselben besteht aus einem oberen und einem unteren Teile, die bei gleicher Größe des Lumens durch eine senkrecht zur Richtung des Hornes stehende Scheidewand getrennt sind. Nach unten steht der Uterus durch die erwähnte ziemlich enge Öffnung in Verbindung mit der Scheide, die auch hier wieder die schon erwähnte Querspalte bildet. Die Querspalte ist undeutlich ausgebildet und sieht aus, als wenn sie im Vergleiche zu dem vom vorigen Stadium bekannten Befunde in Verkümmerung be-

griffen wäre. In den Uterus mündet von unten her das Receptaculum seminis, zu verfolgen auf eine Entfernung von 0,18 mm, jedoch an seinem Hinterende auf eine Entfernung von 0,04 mm kein Lumen mehr zeigend. Neben dem R. s. läuft rechts und links ihm ganz nahe, und zwar auf eine Entfernung von 0,08 mm, je ein viel kleinerer Strang, der kein Lumen zeigt. An der Stelle, wo das R. s. in den Uterus mündet, findet sich hier der erste Durchschnitt des Vorderendes der Stechborsten. Eine genaue Analyse der von hier nach hinten aufeinanderfolgenden Schnitte ergiebt, daß jede Stechborste an ihrem Vorderende in einen nach oben gekrümmten Bogen auslaufen muß. Eine Andeutung dieses Verhaltens findet sich schon auf den beiden vorhergehenden Stadien, doch ist dasselbe erst hier unzweifelhaft festzustellen. Die beiden Stechborsten verlaufen bekanntlich in der Längsachse des Körpers, unsere Schnitte dagegen liegen in der Querebene desselben. Um sich nun das betreffende Verhalten zunächst an einem Modell deutlich zu machen, denke man sich einen halbkreisförmigen Holzreifen mit senkrecht stehendem Durchmesser durch Schnitte getroffen, welche parallel mit diesem und zugleich senkrecht zur Fläche des Halbkreises stehen. Alle solche Schnitte, welche nötig sind, um vom Tangentialschnitte aus die ganze Dicke des Reifens wegzunehmen, treffen den Reifen nur einmal und schneiden von ihm jedesmal ein Stück ab, dessen Kontur um so länger ausgezogen erscheint, je weiter diese Schnitte in die Dicke des Reifens eindringen; diejenigen Schnitte dagegen, welche über den letzten derartigen Schnitt hinaus nach dem Centrum zu liegen, zeigen eine zweifache Kontur, eine obere und eine untere, dazwischen einen freien Raum, und zwar die beiden Konturen um so weiter auseinander weichend, je näher die Schnitte dem Centrum liegen. Dies nun ist im wesentlichen auch das Verhalten, welches die vorliegenden Schnitte zeigen, wobei man nur zu berücksichtigen hat, daß sich die Verhältnisse, da es sich um zwei symmetrisch liegende Teile handelt, auch symmetrisch wiederholen: zuerst also jederseits der Medianlinie, nur durch eine schmale Spalte getrennt, eine einfache langgezogene Kontur, dann jederseits zwei Konturen, eine obere und eine untere, nach und nach weiter auseinander tretend. Von dem Punkte, wo der aufwärts gerichtete Bogen sein oberes Ende erreicht, nach hinten zu zeigen die Schnitte natürlich nur noch die Kontur, welche den Durchschnitt der eigentlichen Stechborste darstellt. Ein ähnliches Verhalten wie die Stechborsten zeigt nun die Schienenrinne, und zwar in den nach

hinten unmittelbar darauf folgenden Schnitten, es hat also auch die Schienenrinne ähnliche Bögen wie die Stechborsten, und diese Bögen der Stechborsten liegen denen der Schienenrinne nach vorn unmittelbar an. In der That liefert die Besichtigung mit der Lupe am herausgenommenen Stachelapparat eines erwachsenen Tieres dasselbe Ergebnis. Da diese Bögen (der Schienenrinne wie der Stechborsten) in der Region der vorletzten Tracheenquerbrücke liegen, so gehören sie dem 12. Segmente an. Das hintere Ende der Stechborsten liegt bei 1,84 mm, ihr vorderes Ende da, wo das R. s. in den Uterus mündet. Das hintere Ende der Schienenrinne liegt bei 1,74 mm, ihr vorderes Ende 0,14 mm hinter dem der Stechborsten; das hintere Ende der Stachelscheiden liegt bei 1,60 mm, ihr vorderes Ende bei 2,03 mm; von dem Wulste, in den jede der Stachelscheiden nach vorn ausläuft, gliedert sich hier deutlich ein nach außen davon etwas höher liegender und schräg nach unten gegen die Medianlinie zu laufender Lappen ab. Die Anlage der sogen. quadratischen Platte ist hier unverkennbar.

Von der Giftdrüse zeigt sich die Giftblase auf eine Erstreckung von 0,34 mm (1,90—2,24) als ein Lumen von elliptischem Querschnitt; von 1,90 mm nach hinten ist auf eine Entfernung von 0,36 mm ein kreisrunder Kanal mit viel kleinerem Lumen als die Giftblase zu sehen; es bleibt sich bis zuletzt an Größe gleich, während das der Giftblase in der Mitte am größten ist und von da nach beiden Seiten abnimmt. Es ist das der am vorderen Ende der Giftblase in dieselbe einmündende Drüsenschlauch, der auf diesem Stadium noch ungeteilt bleibt. Daß der vordere Teil der Giftdrüse hier scheinbar nach hinten von der Giftblase liegt, rührt wohl daher, daß der Drüsenschlauch sich zwischen Giftblase und Darm mannigfach hin und her schlängelt, ein Verhältnis, welches auch das erwachsene Tier zeigt. Genau an der Stelle, wo der Hals der Giftblase sich vertikal abwärts biegt, zeigt sich unmittelbar über demselben ein kreisrundes Lumen von gleichem Durchmesser, wie ihn hier der Hals hat. Der durch dieses Lumen angedeutete Kanal erstreckt sich von hier aus, unmittelbar über dem Hinterteile der Giftblase parallel mit diesem bleibend, über eine Entfernung von 0,22 mm nach vorn, um sodann in den Giftweg einzumünden. Es ist dies wieder die sog. Schmierdrüse.

Das R. s. ist 0,16 mm lang und mündet von hinten her in den Eiergang an der Stelle, wo die Eileiter mit ihm in Verbindung treten. Sehr deutlich ist auf diesem Stadium zu sehen, daß

einerseits der Weg für die Geschlechtsprodukte, andererseits die Schienenrinne miteinander in offener Verbindung stehen. Nachdem die Stachelscheiden mit dem Unterleibe rechts und links von der Medianlinie verwachsen sind, lassen sie zwischen sich eine breite Furche, in welcher die Schienenrinne mit den Stechborsten unter ihr frei verläuft, bis sich aus der freien Schienenrinne durch Verwachsung derselben mit dem Unterleibe eine zweite, aber enge und tiefe Furche gebildet hat, die von oben den Hals der Giftblase aufnimmt und nach vorn mit dem Eiergange in Verbindung steht.

Dreizehntes Stadium. Deutlich in Kopf, Brust und Hinterleib gegliedert, aber der Hinterleib noch nicht so völlig abgeschnürt wie beim erwachsenen Tiere. Das Tier ganz gerade gestreckt. Querdurchm. etwa 4 mm.

Am Geschlechtsapparat fehlt der Uterus, der auf dem vorigen Stadium deutlich ausgebildet war. Die Hörner des Uterus dagegen sind vorhanden und ihre Durchschnitte auf eine Erstreckung von 0,58 mm zu verfolgen. Auch von der breiten Querspalte der Scheide ist nur noch ein ganz undeutlicher Rest zu sehen, den man als solchen erst erkennt, wenn man die Verhältnisse der betreffenden Stelle mit den an der gleichen Stelle beim zehnten Stadium vorkommenden vergleicht. Die Ausbildung eines Uterus würde stattfinden können, wenn sich seine Hörner an derjenigen Stelle, wo das R. s. in den Weg der Geschlechtsprodukte einmündet, bis zu diesem selbst schräg nach unten konvergierend fortsetzten; dasselbe, hier 0,31 mm lang, würde dann, wie beim zwölften Stadium, in den Uterus selbst einmünden. Die Bildung der Scheide aber wird hier dadurch verhindert, daß der Raum, welchen sie zu beanspruchen haben würde, durch die vorderen Enden der Stechborsten ausgefüllt ist. Die Stechborsten, im hinteren Ende ihres Verlaufes von 0,96 mm bis 1,96 mm unter dem Hinterleibe liegend, treten von 1,96 mm ab unter den Ventralteil eines Segmentes und ziehen sich somit in den Körper des Tieres ganz zurück.

Die Giftblase liegt zwischen 1,64 mm und 2,00 mm, etwas rechts von der Medianlinie und höher als der Boden der Schienenrinne, so daß ihr Hals sich schräg links nach unten zu wenden hat, um auf dem Boden der Schienenrinne einzumünden. Auch hier verläuft scheinbar hinterwärts, in Wirklichkeit aber, da er sich zurückbiegt, nach vorwärts von ihr ein Kanal mit überall gleichgroßem, kreisrundem Lumen auf eine Länge von 0,44 mm;

es ist dies der Drüsenschlauch, der auch hier noch ungeteilt bleibt. Die Schmierdrüse beginnt unmittelbar über der Stelle, wo der Hals der Giftblase in die Schienenrinne eingetreten ist und erstreckt sich von hier aus, parallel mit derselben verlaufend, 0,20 mm nach vorn, um dann in die Schienenrinne einzumünden. Die Stachelscheiden ragen frei unter dem Unterleibe hervor von 1,38 mm bis zu 0,88 mm; von da nach vorn sind sie mit dem Unterleibe verwachsen. Sie begleiten in Gestalt der schon bei früheren Stadien erwähnten Wülste die Schienenrinne in ihrem ganzen Verlaufe. Auch hier ist, wie auf dem vorigen Stadium, in der Kannelierung der Wülste eine zweifache Anlage nicht zu verkennen. Wo die Schienenrinne nach vorn zu aufhört, haben auch sie sich so verflacht, daß sie in der Umgrenzungsfläche des Hohlraumes, in welchem die Stechborsten liegen, nicht mehr zu bemerken sind. Die Schienenrinne ragt von 1,86 mm bis zu 0,57 mm frei unter dem Unterleibe hervor, verwächst von da nach vorn mit dem Unterleibe in zwei Hälften und bildet so eine tiefe Rinne, welche bis 2,26 mm reicht. Ihr Querschnitt ist, vom Hinterende angefangen, erst elliptisch, dann birnförmig mit dem verjüngten Teile nach oben, darauf stumpf deltoidisch mit dem stumpfen Winkel nach oben, endlich spitzdeltoidisch mit einer Spalte in der Mitte ihres ventralen Teiles, die aber nicht weit genug dorsalwärts reicht, um die Querschnittfigur in zwei symmetrische Hälften zu zerlegen.

Vierzehntes Stadium. Das Tier äußerlich völlig entwickelt, aber noch keine Spur von Chitinisierung. Querdurchmesser wie beim erwachsenen Tiere.

Die Anlage der Geschlechtsorgane ist nach vorn zu verfolgen bis 5,14 mm und zwar zuletzt auf eine lange Strecke als der bei Gelegenheit des vorigen Stadiums bereits beschriebene Vollstrang. Die nach hinten von diesem Vollstrange liegenden Eiröhrenpackete, auf dem vorhergehenden Stadium mehr im Flächenschnitte getroffen, so daß man an günstigen Schnitten auch noch ein Stück der Eileiter sehen konnte, erscheinen hier mehr im Querschnitte ihrer Eiröhren, ebenso auch die Eileiter, die demgemäß auf eine lange Strecke durch zwei mehr oder weniger runde Lumina vertreten sind; dieselben steigen nach hinten zu von den Eiröhrenpacketen aus, welche über dem Darme dicht bei einander liegen, am Darme schräg abwärts, kommen schließlich unter denselben zu liegen, wobei sie zunächst noch mehr auseinander rücken, um sich dann, indem sie immer tiefer herabsteigen, einander wieder immer mehr zu nähern, dabei werden sie erst immer größer und deutlich elliptisch (die

gleichsinnigen Achsen der Ellipsen nach unten zusammenneigend unter einem sehr spitzen Winkel), dann aber nehmen sie wieder an Grösse ab, bis sie endlich dicht über dem letzten Bauchganglion liegen; indem sie jetzt noch tiefer herabrücken, vereinigen sie sich schließlich bei 2,57 mm zu einem einzigen, sehr ansehnlichen Lumen, dessen Wände sich stark verdicken und zu beiden Seiten von Längsmuskeln begleitet werden. Dies ist der schon auf früherem Stadium konstatierte Eiergang. Schon dicht vor der Vereinigung zeigen übrigens die beiden getrennten Hälften starke Muskulatur. Daß das neu entstandene Lumen aus zweien verschmolzen ist, sieht man anfänglich noch an den schräg nach oben ausgezogenen Hörnern desselben: sein Querschnitt ist zuerst annähernd mondsichelförmig, mit der Konkavität nach oben; jedoch ist die konvexe Seite der mondsichelförmigen Figur nicht gleichmäßig gerundet, sondern erscheint mehr wie die untere Hälfte eines liegenden Rechtecks, dessen Ecken abgerundet sind. Dieser Gang erstreckt sich ungeteilt nach hinten bis zu 2,20 mm; von hier ab tritt beiderseits neben ihm je eine Spalte auf, die sich bald mit dem Gange vereinigt, so daß ein ⊤-förmiger Querschnitt erscheint. Die beiden äußersten Punkte der Flügel dieser ⊤-förmigen Figur treten dann mit dem Fuße des ⊤ in Verbindung, so daß die beiden nasenartig in den rechten Winkel der ⊤-Figur einspringenden Stücke sich nunmehr auch auf der Seite, auf welcher sie noch mit dem Unterleibe verwachsen waren, von diesem loslösen und so ganz frei in den auf diese Weise entstehenden Hohlraum zu liegen kommen. Der Hohlraum hat anfänglich ungefähr einen bikonvexen Querschnitt; bald aber bildet sich an der dorsalen Konvexität in der Medianlinie eine nach unten geöffnete Furche, deren Ränder sich nach und nach etwas erhöhen,. Diese Furche oder Rinne wird jederseits begleitet, von einer zweiten, welche nach und nach tiefer wird als die mittlere; dann biegt sich der Grund der beiden Seitenfurchen wagerecht nach der Medianlinie um, und es vereinigen sich die beiden Furchen zu einer einzigen Rinne, in welcher nunmehr frei die ursprüngliche Furche als zweite nach unten geöffnete, mit doppelter Wandung versehene und im Inneren hohle Rinne liegt. Diese Rinne ist nunmehr bis zur Hinterleibsspitze zu verfolgen. Gegen ihr Ende zu wird sie immer flacher und schmaler. Zuletzt erscheint ihr Querschnitt als eine horizontal liegende flachgedrückte Ellipse. Diese unten geöffnete und auf diesem Stadium nirgends mehr aus zwei Hälften bestehende Rinne ist die sogen. Schienenrinne; in ihr gelangt das

Gift aus dem Halse der Giftblase, in der es nach seiner Entstehung in den Giftdrüsenschläuchen aufgesammelt wird, bis in die Spitze des Hinterleibes, um hier auszufließen. Damit das Gift in ihr seinen Weg nehmen kann, muß sie nach unten verschlossen werden. Wie dies geschieht, soll sogleich gezeigt werden. Suchen wir jedoch zuvor auf diesem Stadium noch die Giftdrüse, die sog. Schmierdrüse und das Receptaculum seminis.

Am weitesten nach hinten mündet von ihnen die Giftdrüse, nämlich bei 1,84 mm; von hier nach vorn zieht über die Schienenrinne ein feiner Kanal hin, dessen Lumen bis etwa zu 2,20 mm gleich groß bleibt, während es von da ab sich allmählich bis auf das 3—4-fache des ursprünglichen Durchmessers erweitert, um sich später wieder, und zwar ganz plötzlich, auf weniger als den ursprünglichen Durchmesser zu verjüngen. Der erweiterte Gang reicht von etwa 2,20 mm bis zu 2,63 mm, das verjüngte Vorderende biegt sich hier scharf dorsalwärts in die Höhe, es ist etwa 0,16 mm lang. Die sog. Schmierdrüse gliedert sich bei 1,94 mm von dem Boden der Schienenrinne ab, an der Stelle, wo derselbe nach vorn flach ausläuft, und schiebt sich zwischen diesen und den Giftweg ein, so daß ein Medianschnitt an dieser Stelle zu unterst den auf S. 47 erwähnten Hohlraum, darüber die sog. Schmierdrüse und über dieser den Giftweg zeigen würde. Die sog. Schmierdrüse ist 0,45 mm lang.

Das Receptaculum seminis mündet als ein äußerst feiner Kanal bei 2,28 mm dorsalwärts in den Eiergang ein. Dieser Kanal liegt in einer Länge von 0,18 mm nach hinten dem Eiergange auf. Die auf S. 47 erwähnten, frei in dem aus dem Eiergange entstehenden Hohlraum liegenden Stücke begleiten von da ab, wo die Schienenrinne in der dorsalen Konvexität des Hohlraumes entsteht, diese nunmehr bis zu ihrem Hinterende, indem das rechte Stück unter dem rechten Rande der Rinne, das linke unter dem linken verläuft; nach hinten verjüngen sie sich nach und nach in dem Maße, wie sich auch die Schienenrinne verjüngt. Die in der Medianlinie einander zugekehrten Flächen dieser Stücke sind eben, so daß, wenn die beiden Stücke aneinandergerückt werden, dieselben genau aneinander passen und so gewissermaßen ein einziges Stück bilden. Außerdem aber hat jedes Stück an seiner oberen, der Schienenrinne zugekehrten Seite einen Falz, welcher bestimmt ist, eine diesen Falz genau ausfüllende Leiste der Schienenrinne in sich aufzunehmen, so daß, wenn man sich die beiden Stücke in der Medianlinie aneinandergelegt und in dieser Lage nach oben an die Schienenrinne angedrückt denkt,

ein geschlossener Kanal entsteht, der dorsal und lateral von der Schienenrinne, ventral dagegen von den beiden erwähnten Stücken begrenzt wird. Dieser Kanal gehört dem Stachel an, er leitet das Gift nach außen. Die beiden ihn ventral begrenzenden Stücke sind die beiden Stechborsten. Man vergleiche zu dieser Darstellung das Bild bei KRAEPELIN (l. c. Taf. XV, Fig. 10 und 11). Nur ist zu bemerken, daß weder die beiden Falze, noch die beiden Leisten auf unserem Stadium so scharf ausgeprägt sind, wie auf dem Bilde aus KRAEPELIN's Arbeit; es liegt das daran, daß die Chitinisierung hier noch nicht eingetreten ist; bei dieser wird gewissermaßen an die Konturierung der Oberflächen die letzte Hand gelegt. Aber zu erkennen sind Falze und Leisten ganz unzweifelhaft. Übrigens ist beim völlig chitinisierten Tiere die Leiste noch weit zierlicher, als es nach diesen Figuren erscheint, und so entsprechend auch der Falz. Der Stachel wird rechts und links begleitet von je einer Stachelscheide, so daß also auf den nach dem Hinterende des Stachelapparates gelegenen Querschnitten regelmäßig fünf Stücke auftreten, natürlich nach hinten zu immer kleiner werdend. Die Stachelscheiden ragen frei hervor von 0,89 mm an bis zur Spitze des Hinterleibes, wo sie noch auf dem letzten Querschnitte zu sehen sind. Von 0,89 mm nach vorn zu verwachsen sie in der Medianlinie unter sich und mit dem Unterleibe und zwar so, daß zunächst eine geräumige Furche mit schrägen Wänden entsteht, deren Ränder eben die angewachsenen Stachelscheiden bilden. Es ist dies wieder die Anlage der beiden oblongen Platten. An die Ränder dieser Furche setzt sich nach außen und oben je ein zweiter, weit kleinerer Wulst an: die Anlage der quadratischen Platten. In dieser Furche liegt der dreiteilige Stachel (Schienenrinne und Stechborsten) geborgen. Ventralwärts wird die Furche und der nach außen und oben sich an sie ansetzende kleinere Wulst begrenzt von einem zum eigentlichen Unterleibe gehörigen Stücke; unter dasselbe schiebt sich später noch der Ventralteil eines Hinterleibssegmentes, der, aus breitem Grunde rasch schmäler werdend, in eine freie, am Hinterende gespaltene Spitze ausläuft.

Fünfzehntes Stadium. Das Tier äußerlich völlig entwickelt, ebenfalls noch nicht chitinisiert. Querdurchm. wie beim vor. Stadium.

Die Anlage der Geschlechtsorgane bietet nichts Bemerkenswertes. Dagegen zeigt sich an der Stelle, wo der Giftkanal in die Schienenrinne einmündet, auf diesem Stadium eine solche Ver-

dickung seiner Wandungen, wie sie auf keinem der vorhergehenden Stadien zu beobachten war. Das Lumen des Kanals ist an seiner Mündung halbmondförmig, die beiden Hörner der halbmondförmigen Figur sind ventralwärts gerichtet. Die Verdickung ist dorsalwärts stärker als ventralwärts und begleitet den Kanal nach vorn bis zu dem Punkte, wo er in die Giftblase übergeht. Die Giftblase zeigt keine Muskulatur. Giftblase und Giftkanal sind hier auf eine Strecke von 1,88 mm zu verfolgen, wovon auf den Giftkanal etwa 0,64 mm kommen; die Giftblase ist ansehnlich groß; an ihrer breitesten Stelle hat sie einen Durchmesser von 1,6 mm. Die sog. Schmierdrüse und das Receptaculum seminis sind deutlich zu erkennen, bieten aber nichts Bemerkenswertes. Auch die Schienenrinne zeigt ein abweichendes Verhalten gegen das des vorigen Stadiums. Während sie dort an ihrem vorderen Teile nicht wesentlich breiter ist, als gegen das Hinterende hin, nimmt sie hier im vorderen Drittel ihres Verlaufes bis etwa auf das 3—4fache der ursprünglichen Breite zu, und da hiermit zugleich eine Zunahme in der Höhe verbunden ist, etwa auch auf das 3fache, so kann man wohl von einer kolbenförmigen Verdickung des vorderen Teiles reden: wir haben hier die Anlage des sog. Kolbens vor uns. Während ferner die Schienenrinne im vorderen Ende ihres Verlaufs sich mit ihrem dorsalen Teile an den Unterleib angewachsen zeigte, tritt sie hier fast gleich von Anfang an von demselben abgelöst auf; nur ihre Seitenwände sind im vorderen Teile ihres Verlaufes auf eine Entfernung von 0,11 mm mit dem benachbarten Teile des Unterleibes verwachsen, so daß sich oberhalb des Giftkanals auf eine Entfernnng von 0,10 mm ein besonderes sichelförmiges Lumen abschnürt, dessen Konkavität dem Giftkanal zugekehrt ist, und das weiter nach hinten, indem sich nunmehr die Schienenrinne ganz vom Unterleibe abhebt, in offener Verbindung mit der großen, die eigentliche Schienenrinne nach außen umgebenden Furche steht: erste Andeutung des sog. Rinnenwulstes, und gleichzeitig auch des Gabelbeins; aber beide noch nicht von einander differenziert. Die Ränder dieser Furche lassen auch hier die Anlage der oblongen und der quadratischen Platte erkennen. Die Wandungen der Schienenrinne sind im vorderen Teile ebenfalls verdickt, lassen aber zwischen sich einen der äußeren Kontur der Rinne folgenden spaltenförmigen Hohlraum; der Spalt ist am vorderen Teile der Schienenrinne äußerst eng, erweitert sich aber, je mehr er sich dem Hinterleibsende nähert.

Sechzehntes Stadium. Das Tier äußerlich völlig entwickelt, mit den ersten Anfängen der Chitinisierung, die sich unter dem Mikroskope darin zeigt, daß auf den Schnitten die Konturen der einzelnen Teile sehr scharf werden. Behaarung noch fast völlig fehlend, am Rinnenwulst jedoch vorhanden.

Die Schienenrinne liegt hier im überwiegend größten Teile ihres Verlaufs frei am Unterleibe (auf 2,00 mm); nur am vordersten Ende ist sie auf wenige μ mit demselben seitwärts verwachsen. Die Giftblase ist nicht mehr von einfach elliptischer Gestalt, sondern ihre Kontur verläuft vielfach in Ausbuchtungen. Ihre Cuticula ist deutlich zu einer Chitinauskleidung umgebildet. Muskeln sind an der Giftblase nicht aufzufinden, dagegen am Giftkanal. Dieser verjüngt sich allmählich aus der Giftblase und wendet sich bald nach seinem Austritte aus derselben steil abwärts, dann verläuft er auf eine Entfernung von 0,07 mm horizontal, ehe er in die Schienenrinne eintritt; er ist in seinem ganzen Verlaufe ebenfalls chitinisiert. Bei seinem Eintritt in die Schienenrinne verliert er seine Wandung, und es bildet nunmehr der Boden der Schienenrinne selbst die seitliche Wandung und die obere des Giftwegs; den unteren Abschluß des Giftwegs aber bilden von jetzt ab die Stechborsten, hier sehr deutlich mit der Rinne, welche bestimmt ist, den jedem der beiden Unterenden der Schienenrinne etwas seitlich nach innen aufsitzenden Falz aufzunehmen. Auf jeder Stechborste zeigt sich in ihrem vorderen Drittel ein dorsalwärts gerichteter Aufsatz, die erste Anlage des sog. Hemmblattes. In demjenigen Teile ihres Verlaufes, der nach vorn zu vom Kolben liegt, biegen sich die Stechborsten nach auswärts und aufwärts und endigen an einem Stücke, das zwischen quadratischer und oblonger Platte liegt, dem sog. Winkel; der Boden der Schienenrinne, der im Kolben die dorsale Wand der Rinne fast berührt, wird nach hinten zu an der Stelle, wo der Kolben in den eigentlichen Stachelteil der Schienenrinne sich verjüngt, plötzlich flach, so daß sich damit auch der Giftweg verengt. Beim Hervortreten des Giftes hat dies die Folge, daß dasselbe mit großer Gewalt durch die verengte Öffnung hindurchgepreßt und so die Umgebung des Wundkanals auf eine weit größere Entfernung mit Gift injiziert wird, als dies bei einer weiten Öffnung der Fall sein würde. So erklärt sich auch der im Vergleich zur Stechwunde sehr erhebliche Schmerz, den ein Bienenstich verursacht, offenbar ein ganz zuverlässiges Mittel, um die Schutzwirkung des Giftapparates zu erhöhen. Zur Schmerzhaftigkeit der Wunde trägt vielleicht auch die Natur des

Giftes bei, von dem nach neueren an den Brennhaaren von Pflanzen angestellten Untersuchungen vermutet werden darf, daß es nicht reine Ameisensäure sei, wie früher geglaubt wurde, sondern vielleicht eine Verbindung von Ameisensäure mit einem Enzym. Solche Enzyme scheinen bei den Hymenopteren verbreiteter zu sein. So führt man ja z. B. auch die durch Gallwespen erzeugten Gallen auf die Wirkung eines Enzyms zurück.

Nach hinten und unten von der Giftblase liegen hier zu beiden Seiten der Medianlinie je zwei Platten, welche den Stachelapparat in seinem vorderen kolbenförmig erweiterten Teile bis über die Hälfte der ganzen Erstreckung desselben bedecken: zu äußerst die sog. quadratische Platte, die nach vorn mit dem Scheitel des sog. Winkels artikuliert, der seinerseits an das verbreiterte Vorderende einer Stechborste stößt, zwar nicht an ihr gelenkend, aber als ein besonderes Stück deutlich erkennbar; nach innen von der quadratischen Platte in derselben Richtung die sog. oblonge Platte, mit der ihrem Hinterende aufsitzenden membranösen Stachelscheide. Auch findet man hier zwischen dem oberen Teile der beiden oblongen Platten über dem Giftkanal das schon bei Besprechung des vorigen Stadiums erwähnte Lumen, von ein wenig verändertem Querschnitt, aber auf dieselbe Weise entstanden wie dort. Unmittelbar dem Lumen des Rinnenwulstes aufliegend erscheint am vorderen Ende des Kolbens in der Mittellinie der Durchschnitt eines chitinösen Stückes, zuerst rundlich, dann nach und nach dorsoventral verlängert, schließlich in zwei wenig verbreiterte Enden auslaufend, die unter einem Winkel von etwa 45° aneinander stoßen. Denkt man sich die Reihe der Durchschnitte dieses Stückes auf eine Ebene projiziert, so erhält man das Bild eines Gegenstandes mit einem unpaaren Stiele und zwei von demselben ausgehenden Schenkeln. Dies ist das sogen. Gabelbein. Es ist schräg nach vorn und unten gerichtet und von Anfang bis zu Ende gleichmäßig gekrümmt. Seine Krümmung folgt im wesentlichen dem vorderen oberen Teile der Längskontur des Rinnenwulstes.

An diese Stücke nun setzen sich die den Stachelapparat regierenden Muskeln an.

Zuerst ein schwacher Muskel, voll im Längsschnitt getroffen, der vertikal von der Stelle, wo Winkel und quadratische Platte aneinander stoßen, zum Rückensegment emporsteigt;

ein zweiter, sehr kräftiger, voll im Querschnitt getroffen, annähernd horizontal und zur Medianlinie parallel verlaufend, den

hinteren oberen Rand der quadratischen Platte mit demjenigen Teile des Winkels verbindend, vermittels dessen sich dieser an den Stechborstenschenkel ansetzt;

ein dritter, schwächerer, ebenso getroffen, auch annähernd horizontal und zur Medianlinie parallel, aber etwas tiefer als der vorige, vom oberen hinteren Innenrande der quadratischen Platte zum vorderen Drittel der oblongen Platte sich erstreckend;

ein vierter, etwas schräg getroffen, der zwischen der Stelle, wo der Winkel mit der quadratischen Platte artikuliert, und dem hinteren Drittel der oblongen Platte unter einem Winkel von etwa 20° gegen die Medianlinie verläuft;

ein fünfter, welcher sich an den unpaaren Ast des Gabelbeins ansetzt und von da, um den Rinnenwulst sich herumbiegend, sich an die oblonge Platte begiebt. Da seine Faserzüge demgemäß nicht in gerader Richtung verlaufen wie die der übrigen Muskeln, so erscheinen sie natürlich auch in verschiedenen Richtungen getroffen, teils längs, teils quer, teils in Richtungen, welche zwischen längs und quer liegen. Er sendet eine Abzweigung seiner obersten, sich an das Hinterende des Gabelbeins ansetzenden Fasern an eine Stelle, die man ebenso gut für den unteren vorderen Rand der quadratischen Platte, wie für den oberen Rand der oblongen Platten halten könnte. Ein Vergleich mit dem Verhalten desselben Muskels bei den übrigen untersuchten Tieren ergiebt, daß er sich am oberen Rande der oblongen Platte inseriert;

ein sechster Muskel, quer getroffen, fast ebenso kräftig als der zweite, verläuft ebenfalls zu beiden Seiten des Rinnenwulstes, aber, dicht an demselben anliegend, gleichsinnig mit dessen Richtung, etwas weiter nach hinten, als der fünfte Muskel und ebenfalls am Gabelbein beginnend. Da, wo das unpaare Hinterende des Gabelbeins im Schnitte zuerst getroffen wird, sieht man ihn unter dem fünften Muskel hinlaufen, so daß hier der Rinnenwulst deutlich von einem Quer- und einem Längsmuskel überlagert erscheint. Das andere Ende des Muskels liegt an der Stelle, wo die oblonge Platte in die Stachelscheide übergeht;

ein siebenter Muskel, quer getroffen, verläuft am oberen Rande der quadratischen Platte von vorn nach hinten, also annähernd horizontal und zur Medianlinie parallel;

ein achter Muskel, sehr schwach, anfänglich nur aus wenigen Fasern bestehend, quer getroffen, läuft vom hinteren oberen Rande der quadratischen Platte (sich unmittelbar über dem zweiten Muskel inserierend) zur Verbindungsmembran derselben mit der letzten

Rückenschiene, etwa parallel der Medianlinie des Körpers schräg nach vorn und oben und geht nach und nach in zwei Muskeln auseinander. Er hält sich in seinem ganzen Verlaufe dicht an der Innenseite des unter 1. erwähnten Muskels;

ein neunter Muskel, quer getroffen, im Durchschnitt oval, erstreckt sich nach vorn jederseits zwischen dem unteren Ende des paarigen Gabelbeinastes und einem Punkte unmittelbar über dem oberen Rande der Scheidenspalte. Die Scheidenspalte ist dort stark nach unten gewölbt, derart, daß ihr Querschnitt zwei sehr steil absteigende Schenkel, unten verbunden durch einen wagerechten, zeigt. Dort, wo die steil absteigenden Schenkel mit dem wagerechten zusammenstoßen, liegt in derselben Querebene, die nebeneinander die senkrecht emporsteigende sog. Schmierdrüse und den ebenso emporsteigenden Giftkanal zeigt, das Vorderende des Muskels. Dieser liegt also fast parallel zur Längsachse des Körpers, nur mit dem Hinterende derselben etwas näher als mit dem Vorderende, in einem Winkel von etwa 5° gegen dieselbe geneigt;

ein zehnter Muskel dient zur Aufhängung des Giftkanals am vordersten Ende der Schienenrinne. Er soll bei Vespa crabro näher beschrieben werden, da er dort wegen der Größe des Tieres deutlicher ausgebildet ist. Bei A. besteht er nur aus wenigen Fasern, die von den beiden Seiten des Giftkanals schräg nach abwärts gehen;

ein elfter Muskel verbindet die Hörner der Schienenrinne mit den Bögen derselben.

Siebzehntes Stadium. Das Tier äußerlich völlig entwickelt, die Chitinisierung weiter fortgeschritten. Sie hat ergriffen von Teilen des Abdomens: das Ende des Darmkanals, das Epithel der Körperwand, die Tracheen. Gleichzeitig mit der Chitinisierung tritt auch die Behaarung auf.

Zum anatomischen Befunde vermag ich hier nur wenig neues hinzuzufügen, obgleich dieses Stadium quer, längs und horizontal geschnitten wurde. Das vordere Ende des Kolbens trägt jederseits einen kleinen fingerartigen Fortsatz (Horn bei Kraepelin), der horizontal nach vorn gerichtet ist und sich dem Kolben ziemlich eng anlegt, jedoch nicht so weit reicht wie derjenige Punkt des Kolbens, der am weitesten nach vorn liegt. An ihm inseriert sich jederseits ein Muskel, der an den entsprechenden Bogen der Schienenrinne geht, wie ein Totopräparat des ganzen Stachelapparates das mit noch viel größerer Deutlichkeit zeigt als die betr. Schnittserie. Jeder Stechborste sitzt in ihrem vorderen Drittel

ein merkwürdiges Chitingebilde auf, dessen ziemlich komplizierter Bau am besten erkannt wird, wenn man eine Stechborste isoliert und es halb von der Seite betrachtet. Es soll alsbald näher beschrieben werden. An der konkaven, unteren, dem Kolben zugekehrten Seite des Rinnenwulstes tritt jetzt eine eigentümliche Behaarung auf; die Haare sind der Membran des Rinnenwulstes nicht eingelenkt, sondern erweisen sich als einfache Ausstülpungen aus derselben. Die Giftblase zeigt auch hier wieder eine Anzahl Ausbuchtungen, der Drüsenschlauch Durchschnitte wie beim erwachsenen Tiere.

Achtzehntes Stadium. Völlig erwachsenes, flugreifes Tier. Chitinisierung vollendet. Mit Schnittserien kommt man bei diesem Stadium nicht zum Ziele, da

1. das Chitin die Farbe nicht oder nur unvollkommen eindringen läßt,

2. dasselbe aber auch so spröde ist, daß höchst selten ein Schnitt gelingt. Anstatt das Messer eindringen zu lassen, giebt das Chitin elastisch nach, so daß das darunter liegende Gewebe gewöhnlich zusammengeschoben und in der störendsten Weise verzerrt wird. Es bleibt daher nichts übrig, als hier den Weg der Präparation mit Nadel und Skalpell einzuschlagen. Da dies schon von KRAEPELIN (l. c.) in mustergiltiger Weise geleistet ist, so ist von diesem Stadium eine Beschreibung zu geben nicht nötig; es sei hiermit auf seine Arbeit einfach verwiesen. Nur das sei festgestellt, daß wir die dort aufgeführten einzelnen Bestandteile des Stachelapparates auf unseren Schnitten sämtlich nachzuweisen und in ihrer Entstehung zu verfolgen vermocht haben. So:

die Schienenrinne mit ihrer kolbenförmigen Erweiterung, ihren Bögen und ihren Hörnern, die Stechborsten mit den ihnen aufsitzenden Hemmblättern, das Gabelbein, den Winkel, die quadratischen Platten, die oblongen Platten mit ihren hinteren Fortsätzen, den Stachelscheiden, den Rinnenwulst, die Muskeln des Stachelapparates, den Giftkanal, die sog. Schmierdrüse, die Giftblase und den Drüsenschlauch.

Nur die bei KRAEPELIN erwähnten 6 Höckerchen der Schienenrinne, sowie die 10 rückwärts gerichteten Sägezähne einer jeden Stechborste kann ich auf meinen Schnitten nicht nachweisen, da sie jedenfalls erst deutlich werden, wenn mit der sich vollendenden Chitinisierung auch die zartesten Erhebungen und Fortsätze der Körperoberfläche noch herausmodelliert werden. In Totopräparaten des Stachels beim erw[illegible] sind natürlich auch sie aufzufinden. Dagegen w[illegible] außer den von

KRAEPELIN erwähnten Muskeln noch 4 neue aufzufinden, den sechsten, siebenten, neunten und zehnten.

Über das einer jeden Stechborste in ihrem vorderen Drittel aufsitzende interessante Chitingebilde kann ich ausführlicher berichten, als KRAEPELIN dies gethan hat. Es zeigt nämlich ein Totopräparat der ganzen Giftdrüse samt dem Stachel, in der Horizontalprojektion gesehen, am dorsalen Teile des Kolbens eine scheinbare Öffnung, ähnlich als wenn von dem Kolben das obere Drittel abgetragen wäre, und zwar durch einen Schnitt, der im allgemeinen horizontal verlaufen und nur im vorderen Drittel des Kolbens wie über eine niedrige Schwelle in ein nur wenig tieferes Niveau eintreten würde. Daß dies aber wirklich nur Schein ist, zeigt sich, wenn man Stachelpräparate, die eingebettet diese scheinbare Öffnung aufweisen, von ihrem Einbettungsmittel befreit und in einer aufhellenden Flüssigkeit (z. B. Terpentinöl) betrachtet. Sie lassen dann dieselbe nicht mehr erkennen. Der Schein, als ob hier eine Öffnung vorhanden wäre, kommt dadurch zustande, daß gewisse im Innern des Kolbens verlaufende — sonst unwichtige — Konturlinien in der Horizontalprojektion das Bild einer schlanken, in der Mitte etwas zusammengezogenen und von da nach der Spitze zu ein wenig verschmälert verlaufenden Eilinie erzeugen. Im Innern des Kolbens nun zeigen sich gegenüber der Stelle, wo die Kontur dieser scheinbaren Öffnung die erwähnte Zusammenziehung zeigt, symmetrisch zur Medianlinie zwei hakenartige Gebilde, die in der Tiefe des Kolbens nahe den Seitenwänden desselben mit nach hinten gekrümmten Chitinspangen beginnend, sich nach oben und einwärts biegen, so daß sie hier sich in der Mittellinie mit ihren hakenförmig geknickten und dolchartig zugespitzten Enden aneinanderlegen. Diese hakenartigen Gebilde sind auf den Stechborsten aufgewachsen und gehören zu einem Hemmapparate, dem von KRAEPELIN — jedenfalls richtig — die Aufgabe zugeschrieben wird, für die Stechborsten beim Eindringen des Stachels in einen Fremdkörper die Grenze der Verschiebung zu normieren. Eine rechte Vorstellung von diesem Apparate erhält man erst, wenn man denselben in der Querrichtung des Körpers betrachtet, was KRAEPELIN unterlassen zu haben scheint (Fig. 1). Man sieht alsdann ganz deutlich, daß derselbe zunächst aus einem quer auf der Stechborste, ungefähr senkrecht nach oben stehenden, als ein besonderes Stück an sie angelenkten, nicht etwa einen Teil von ihr selbst bildenden Chitinstücke besteht, dessen Gestalt am ehesten vergleichbar ist mit der eines Baumblattes,

dessen beide Hälften ungleich groß und unter einen Winkel von 45° gegen einander geneigt sind, etwa wie wenn das Blatt in der Mittelrippe zusammengekniffft worden wäre. Das Blatt ist stiellos und sitzt auf der Stechborste — an der Stelle, wo sie sich am stärksten nach oben biegt — so, daß seine unteren Ränder auf derselben aufliegen; die Öffnung des Flächenwinkels, welchen die beiden Blatthälften mit einander machen, ist nach hinten gerichtet. Der scharfe Grat, den die beiden aneinanderstoßenden Blatthälften mit einander bilden, also die Kante des Flächenwinkels, ist jedoch in unserem Falle nicht verdickt wie bei der Mittelrippe eines Laubblattes. Am äusseren Rande der inneren, größeren Blatthälfte ziehen sich parallel zu einander 2 Chitinbogen hin, ihm aufsitzend aber findet sich eine durchsichtige Chitinplatte mit radial gestellten, zum Teil verschmolzenen Chitinhaaren in ihr; an dem Rande der kleinen Blatthälfte dagegen findet sich kein doppelter Chitinbogen und keine Chitinplatte mit Haaren. Ferner liegt der größeren Blatthälfte innen eine gekrümmte Chitinstange an, die, von dem Punkte, wo die Rippe des Blattes auf der Stechborste aufsitzt, mit einer excentrisch-scheibenförmigen Verbreiterung beginnend, sich nach hinten und oben erstreckt und in der Nähe der beiden Chitinbögen mit einem hakenförmig geknickten Fortsatze endigt. Es ist diese Chitinspange dieselbe, die wir schon oben in der Horizontalprojektion kennen gelernt haben. Endlich löst sich vom oberen Rande der Stechborste an der Stelle, die zwischen den Fußpunkten der beiden Ränder des Chitinblattes liegt, ein dünner Chitinbügel los und greift steil, unter einem Winkel von etwa 60° emporsteigend, auf die Peripherie des erwähnten scheibenförmigen Chitinstückes hinauf. So finde ich die Verhältnisse wenigstens auf dem größten Teile meiner Präparate; an einem anderen dagegen kann ich das Hinaufgreifen des Chitinbügels auf ein scheibenförmiges Chitinstück nicht konstatieren, sondern sehe nur, wie der Chitinbügel im Grate des Blattes sich zu verlieren scheint. Was nun die Wirkung dieses Hemmapparates anbelangt, so mache ich mir davon folgende Vorstellung: Sobald die Stechborsten in Aktion treten, wirkt jedenfalls der doppelte Chitinbogen an der inneren Hälfte des Hemmblattes als elastischer Widerhalt gegen den Druck, welchen bei der Bewegung der Stechborsten nach dem hinteren, niedrigen und verengten Teile der Schienenrinne zu die Seitenwände derselben auf die äußere Hälfte des Hemmblattes ausüben, so daß beim Aufhören dieser Bewegung die stärkere Elastizität der inneren Hälfte des Hemmblattes zur Gel-

tung kommt, dieses mit seiner äußeren Seite an die betreffende Seitenwand der Schienenrinne andrückt und längs derselben nach vorn drängt, also die Stechborste in ihre ursprüngliche Lage zurücktreibt. Sehr geeignet, diese Elastizitätswirkung zu verstärken, müßte es nun sein, wenn das Hinaufgreifen der erwähnten Chitinspange auf das scheibenförmige Chitinstück die Regel wäre. Da nämlich das Hemmblatt der Stechborste nicht einfach aufgewachsen, sondern als ein besonderes Stück an sie angelenkt ist, so müßte beim Aufhören der die Stechborste nach hinten treibenden und infolge davon das Hemmblatt nach vorn zurückbeugenden Muskelkontraktion das Hemmblatt wieder in seine ursprüngliche Lage zurückschnellen, wobei der durch die Excentrizität der oben erwähnten Scheibe beim Heraustreten der Stechborste aus dem Körper in seinem vorderen Teil etwas gehobene und so elastisch gespannte Chitinbügel durch sein Bestreben, wieder in seine ursprüngliche Lage zurückzukehren, auf den Rand der excentrischen Scheibe einen Gegendruck ausüben und so das Rückschnellen des Hemmblattes unterstützen würde.

Die in vorstehender Darstellung vertretene Auffassung am Experiment zu prüfen, dürfte freilich bei der Kleinheit der ganzen Vorrichtung (von der Seite gesehen etwa $^1/_{20}$ qmm) äußerst schwierig sein.

Es bleibt noch übrig, von der Innervation der Giftdrüse und den zu ihr gehörigen Tracheen zu sprechen (Fig. 2). Den ganzen Verlauf aller zur Giftdrüse gehörigen Nerven auf Schnitten zu verfolgen, ist mir nicht gelungen; nur die Kommissuren des Bauchstranges sowie dessen Ganglien habe ich auch auf Schnitten immer deutlich gesehen, von sonstigen Nervenfäden dagegen nur hie und da Teile, insbesondere habe ich die von den Ganglien ausgehenden Nervenfäden nur in seltenen Fällen aufzufinden vermocht. So blieb denn nichts übrig, als zu versuchen, ob auf dem Wege der Zergliederung mit Nadel und Skalpell und unter Lupenvergrößerung die betreffenden Verhältnisse klar zu stellen wären, wobei natürlich die allerfeinsten Verzweigungen der Nervenfäden unberücksichtigt bleiben mußten, weil sie auf diesem Wege nicht isolierbar sind.

Nach der Lage der zur Giftdrüse gehörigen Teile wird man zwei Innervationsgebiete erwarten dürfen:

1. das der Giftdrüse selbst. Hier wird zu innervieren sein die Muskulatur der Giftblase und die des Giftkanales.

2. das Gebiet des Stachels. Hierher gehören die Muskeln

des Stachels und der Schmierdrüse. Es kommen dabei sowohl median als seitlich liegende Teile inbetracht (Fig. 2 *a*).

Die median liegenden Teile werden innerviert durch einen Nerven, der von der Mitte des querabgestutzten Hinterendes des letzten Bauchganglions nach hinten verläuft. Er versorgt den Giftkanal und ebenso den sich an den unpaaren Ast des Gabelbeines ansetzenden Muskel, vielleicht auch die beiden sich an die paarigen Äste ansetzenden. Zur Innervierung der seitlich liegenden Teile, also des eigentlichen Stachels, der Giftblase und der sog. Schmierdrüse, dienen jederseits drei Nerven, welche unweit von einander an den beiden nach rechts und links gerichteten Hinterecken des letzten Ganglions entspringen; der am weitesten nach innen gelegene, ein Nervenfaden, an dem ich eine Verzweigung nicht habe entdecken können, geht über die dorsale Seite des Rinnenwulstes hinweg und verliert sich am Innenrande der oblongen Platte; der mittlere, stärkste, verzweigt sich mehrfach und schickt seine Verzweigungen an die zwischen oblonger und quadratischer Platte liegenden Muskeln; auf der linken Körperhälfte geht sein innerster Zweig an die sog. Schmierdrüse, auf der rechten sein unterster äußerer Zweig an diejenige Stelle der Giftblase, wo in dieselbe der Drüsenschlauch einmündet; der äußerste Nerv endlich sendet einen quergerichteten zweigeteilten Zweig, den äußersten seiner Verzweigung, an die Seitenmuskulatur des Körpers, während ein schräg nach hinten und außen verlaufender, aber nach innen von dem vorigen gelegener an die quadratische Platte herantritt.

Um auch noch der Innervation des Eileiters zu gedenken, so sei erwähnt, daß dieselbe von dem hinteren Ende des vorletzten, mit dem letzten in der Regel durch eine ganz kurze Querkommissur verbundenen Bauchganglions aus erfolgt, indem der seitlich nach rechts und links vom hinteren Ende des betr. Ganglions ausgehende Nervenfaden einen ganz kurzen Zweig an den betr. Eileiter sendet, nicht weit von der Stelle, wo derselbe mit dem anderen Eileiter zum Eiergang sich vereinigt (Fig. 2 *b*).

Tracheen: Von den beiden sehr geräumigen seitlichen Tracheenhauptstämmen, die in der Nähe der Stigmen ampullenartige Erweiterungen tragen und durch Querbrücken, je eine in jedem Segment, mit einander in Verbindung stehen, zweigt sich in der Gegend der Giftdrüse je ein horizontal nach innen gehender Seitenstamm ab, der sich in vier ungefähr in gleicher Höhe des Stammes entspringende Zweige teilt, von welchen der eine nach

unten geht, während die drei anderen sich in den Stachelapparat hineinsenken. Hier umspinnen sie in sehr zierlicher Weise Muskeln, Giftblase, Drüsenschläuche und Nerven; besonders auch die Ganglien zeigen sich oft — aber nicht immer — von einem äusserst zarten Tracheengeäder umzogen. Ferner finden sich Querschnitte von Tracheen: 1) in den Stechborsten; 2) zu beiden Seiten des Receptaculum seminis, da also, wo die oblongen Platten auftreten, hier auch an einzelnen Stellen durch Querbrücken, die über das R. s. (zwischen diesem und dem Ganglion) weggehen, verbunden, besonders da, wo das R. s. in die Scheide mündet. Von dieser Querbrücke steigt eine sehr feine Trachee senkrecht hinab in jede der Stechborsten da, wo sie, an den Unterleib angewachsen, die beiderseits von der Medianlinie liegenden Wülste der Scheide bilden.

Werfen wir schließlich noch einen Blick auf die Entwickelung der Giftdrüse bei Apis mellifica ♀[1]).

Die Entwickelung von A. m. ♀ zeigt in bezug auf die Giftdrüse dieselben Verhältnisse, wie sie soeben für A. m. ☿ geschildert worden sind. Während der Geschlechtsapparat (Eiröhre, Eileiter, Eiergang, Scheide und Receptaculum seminis) bei dem vollkommenen Weibchen einen viel höheren Grad der Ausbildung erreicht als bei der geschlechtlich verkümmerten Arbeiterin, ist die Giftdrüse bei A. m. ♀ kaum besser ausgebildet als bei A. m. ☿; nur ist sie in allen ihren Teilen ein wenig größer, wie ja überhaupt die Bienenweibchen etwas größer sind als die Arbeiterinnen.

Es seien drei Stadien ausgewählt, um diese Verhältnisse zu verdeutlichen.

Zuerst dasjenige Stadium, wo die ♀-Larve, die sich bisher in nichts von einer gewöhnlichen ☿-Larve unterschied, durch Vergrößerung ihrer Zelle und sehr reichliche Ernährung veranlaßt wird, sich zum vollkommenen Weibchen auszubilden (Fig. 3). Es geschieht das am 2. oder 3. Tage des Larvenlebens. Worauf es hier ankommt, ist folgendes: Von den 13 Segmenten der Larve (jedes mit einem Ganglion, jedes auch mit einer Trachee) zeigt das 2., 3. und 4., sowie das 11., 12. und 13. an gewissen entsprechend wiederkehrenden Stellen, nämlich immer an der ventralen Hinterseite des betr. Segmentes, Verdickungen des Epithels; die übrigen

1) An dieser Stelle will ich nicht unterlassen, dem Meister in der Bienenzucht, Hrn. W. Günther in Gispersleben bei Erfurt, für die liebenswürdige Bereitwilligkeit, mit der er mir Material an ♀ zur Verfügung gestellt hat, meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Segmente dagegen zeigen solche Verdickungen nicht. Aus den Verdickungen des 2., 3. und 4. Segmentes entstehen bei weiterer Entwickelung der Larve die Füße, indem zuerst aus den Verdickungen sich ungegliederte Stummel hervorwölben, die sich später gliedern. Unter resp. aus den Verdickungen des 11., 12. und 13. Segmentes dagegen entstehen der Giftapparat und der Geschlechtsapparat, wie ein Vergleich mit dem entsprechenden Stadium der ♀ (Erstes Stadium, S. 31—32) zur Evidenz ergiebt. Wir fanden dort, daß, genau wie hier, hintereinander drei Verdickungen des Epithels entstehen, jede von der anderen durch eine kurze Strecke unverdickten Epithels getrennt; und wir fanden, als wir die Entwickelung dieser Verdickungen weiter verfolgten, wie unter der vordersten Verdickung (11. Segment) die Geschlechtsanlage, aus der nächsthinteren (12. Segment) die Stechborsten, aus der hintersten (13. Segment) die Schienenrinne und die Stachelscheiden entstehen. Um die Segmente auf dem Querschnitte mit denen auf dem Längsschnitte, wo sie sich, ebenso wie die Bauchganglienkette, der Betrachtung sämtlich auf einmal darbieten, zu identifizieren, hat man nur zu beachten, unter dem wievielten Ganglion — das sich auch auf Querschnitten höchst charakteristisch von den Kommissuren unterscheidet — von hinten jedesmal die betr. Verdickung liegt.

Dann das Stadium der größten Larve; es entspricht etwa dem 10. Stadium von A. m. ♀ (S. 38—40), nur daß hier die Geschlechtsprodukte noch ganz fehlen, während sie dort schon in der Anlage vorhanden sind. Das Tier zeigt äußerlich noch keinerlei Gliedmaßen; wohl aber schimmern diese deutlich unter der Embryonalhaut durch. Von der Mündung des Darmes, die genau an der Spitze des Hinterleibes liegt, am Unterleibe nach vorn gehend bemerkt man zuerst die Anlage der Stachelscheiden, noch weiter nach vorn die Anlage der Schienenrinne, über ihr die Anlage der Giftblase und des Drüsenschlauches in einem nach unten geöffneten, fast halbkreisförmigen Bogen, an dessen vorderem Ende die Giftblase, an dessen hinterem Ende der Drüsenschlauch liegt; die Giftblase verengt sich unten und setzt sich fort in den senkrecht herabsteigenden Giftkanal, der auf dem Schnitte nur bis zum Eintritte in den Kolben getroffen ist, dessen weiterer im Kolben verlaufender Weg aber auf den benachbarten Schnitten verfolgt werden kann. Unmittelbar vor dem Giftkanal mündet in den Giftweg die Schmierdrüse; wiederum nicht weit von der Stelle, wo sie mündet, zeigt sich der Durchschnitt der am Unterleib an-

gewachsenen Stechborsten. Vor der Stechborste mündet am Unterleibe der Weg für die Geschlechtsprodukte aus; auf unserem Durchschnitte sieht man jedoch bloß den Anfang dieses Weges, nämlich die Scheide, unten begrenzt von dem Ventralteile eines Segmentes, das hier im Durchschnitt nur einen kurzen, eigentümlich eingekerbten, schräg nach hinten gerichteten Stummel darstellt, am Ende der Entwickelung aber sich fast bis zur Spitze des Hinterleibes verlängert zeigt. Die Scheide setzt sich weiter nach innen fort in den Eiergang, von da durch die beiden Eileiter hindurch zu den beiden Eiröhrenpacketen, die über dem Mitteldarm liegen und deren eins, auf unserem Schnitte getroffen, eine beträchtliche Zahl — wohl über anderthalb hundert — solcher Eiröhren zeigt, während bei A. m. ☿ nur etwa 4—5 jederseits vorkommen. In den Eiergang mündet von oben das Receptaculum seminis, als ein von dem oberen Ende einer hier noch zweiteiligen Blase schräg nach vorn und unten herabgehender kurzer Kanal. Die Samenblase ist im Vergleich zu dem Rudimente derselben, wie es bei A. m. ☿ vorkommt, schon hier sehr ansehnlich und wird es noch mehr beim erwachsenen Tiere.

Zum Schlusse sei noch das Stadium des erwachsenen, nicht chitinisierten ♀ besprochen. Alle in Betracht kommenden Teile sind hier — mit Ausnahme des Geschlechtsapparates — nicht viel besser ausgebildet als bei A. m. ☿: die Stachelscheiden sind nur wenig kräftiger entwickelt, die Schienenrinne ist in ihrem vorderen Teile (dem Kolben) etwas geräumiger als bei ☿, die Stechborsten sind etwas eleganter geschwungen, Giftkanal, Giftblase und Drüsenschlauch sind ebenfalls wie bei ☿, nur ist hier der Drüsenschlauch besonders lang. Die sog. Schmierdrüse reicht sehr weit nach vorn, bis über die Stelle hinaus, wo der Eiergang sich in die beiden Eileiter spaltet und endigt hier zweiteilig, während ich dies bei A. m. ☿ nicht finden kann. Sie liegt links vom Giftkanal und zeigt in ihrem unteren Teile keine drüsige Beschaffenheit ihrer Wände. Diese tritt, im Gegensatz zu den bei A. m. ☿ obwaltenden Verhältnissen, erst im oberen Teile auf. Das Receptaculum seminis zeigt eine wohl ausgebildete, sehr geräumige Blase von linsenförmigem Querschnitte über einem sehr engen Ausführungsgange, der sich unter dem R. s. nach rückwärts umbiegt, ehe er in den Eiergang einmündet. Der Eiergang zeigt in der Mitte seines Verlaufes rechts und links zwei nach vorn gerichtete Blindsäcke, allerdings nur bei zwei Exemplaren, die ich aber Grund habe für besonders wohl ausgebildet zu halten. In den anderen

Fällen ist die Dreiteilung nur angedeutet, aber nicht zur vollen Entwickelung gekommen. Vielleicht bezeichnet der Zustand der Ungeteiltheit des Eierganges ein früheres Stadium, obwohl äußerlich diejenigen Exemplare, welche die Dreiteilung nicht aufweisen, ebenso wohl entwickelt zu sein scheinen als die beiden anderen. In diesen beiden Fällen mündet übrigens das Receptaculum seminis an einer Stelle, wo der Eiergang noch dreiteilig ist. Der Eiergang ist in seinem vorderen Teile an der Ventralseite mit einem starken Muskel versehen, von welchem sich auch noch an den Blindsäcken Reste bemerken lassen. Ob vielleicht diese Blindsäcke bei der Fortbewegung des Eies eine Rolle mit zu spielen haben? Etwa um eine Preßwirkung zu verstärken, woraus sich ja auch die Anwesenheit von Muskulatur erklären würde?

Aus der Besprechung dieser Entwickelungsstadien von A. m. ♀ ersieht man, daß hier die Entwickelung der Giftdrüse im Anfange, in der Mitte und am Ende des embryonalen Lebens dieselbe ist wie bei A. m. ☿. Hieraus wird man berechtigt sein zu schließen, daß die Giftdrüse bei A. m. ♀ sich überhaupt so entwickelt wie bei A. m. ☿.

Was nun die histologischen Verhältnisse der zum Giftapparat gehörigen Teile anbelangt, so kann man sagen, daß alle diese Teile mit Ausnahme der Muskeln und Nerven, welche unterhalb des Epithels angelegt werden, aber mit Einschluß der Giftblase samt Giftkanal und Drüsenschläuchen, obgleich diese letzten drei Teile zunächst im Inneren des Körpers angelegt werden, aus einem ursprünglich indifferenten einschichtigen Epithel hervorgehen, welches sich zunächst an gewissen Stellen des Körpers — unter Umständen beträchtlich — verdickt. Diese Stellen liegen an den ventralen Hinterseiten des 12. und 13. Segmentes. Die Verdickung kommt nicht etwa dadurch zustande, daß die Zellen höher werden, sondern dadurch, daß unter die eine Epithelschicht sich noch mehrere andere lagern; aus dem einschichtigen Epithel wird auf diese Weise ein mehrschichtiges. Es findet also an einzelnen Stellen, wo später lebhaftere Wachstumsvorgänge stattfinden sollen, eine lokale Anhäufung embryonaler Substanz statt. Dieses Bildungsmaterial hat durchaus den embryonalen Charakter; es sind kleine Zellen mit unverhältnismäßig großem Kern und wenig Protoplasma. Noch unter Lupenvergrößerung von $^6/_1$ erscheinen sie so dicht, daß eben das Bild einer ganz homogenen Verdickung entstehen kann. Von den sonst noch vorkommenden Zellen seien erwähnt die Fettzellen, die ja bei Larven massenhaft

auftreten, übrigens aber nicht zu diesem Bildungsmaterial gehören; sie zeichnen sich durch ihre Größe und die verhältnismäßige Kleinheit ihres Kernes vor den embryonalen Bildungszellen aus; der Kern hat einen Durchmesser von etwa $^1/_3$—$^1/_4$ der ganzen Zelle und liegt central, wenn er nicht durch Fetttröpfchen verdrängt wird, deren ich 1—6 in einer Zelle gezählt habe. Die Kerne der Bildungszellen sind in manchen, nicht seltenen, Fällen etwas langgestreckt in der Richtung, welche auf der Konturlinie senkrecht steht; es stehen also auch die Zelllagen im allgemeinen senkrecht zur Kontur. Wo sich die Richtung der Kontur ändert, ändert sich daher auch in vielen Fällen die Richtung der Zelllagen so, daß ihre senkrechte Stellung zur Kontur gewahrt bleibt; namentlich ist dies der Fall an denjenigen Stellen, wo die Anlage am deutlichsten ausgebildet ist, und je mehr man sich diesen Stellen nähert, um so mehr nähert sich auch die Lage der Zellen diesem Zustande. Nach diesem Prinzipe kann man also die Richtung der Zelllagen im allgemeinen für jeden Punkt der Kontur konstruieren; nur hat man dabei zu beachten, daß zwischen den kritischen Punkten der Kurve, welche die Kontur angiebt, die Zelllagen ihre Richtung stetig ändern. Innerhalb der Bildungsstätte für die zur Giftdrüse gehörigen Teile sind die Verdickungen von sehr wechselnder Höhe, namentlich da, wo starke Ein- und Ausbuchtungen der Kontur stattfinden, also gerade in der Umgebung des Stachels. Am stärksten sind die Verdickungen in der Gegend der Schienenrinne, namentlich da, wo die Giftblase ihren größten Durchmesser hat. Das Epithel der Bildungsstätte überzieht sich schon zu der Zeit, wo sich die Larve in ihrer Zelle zu strecken beginnt (S. 37), mit einer Cuticula, die zwar im allgemeinen strukturlos zu sein scheint, aber an einzelnen Stellen übereinander gelagerte Schichten erkennen läßt. Die Cuticula ist auf jedem Stadium am deutlichsten da, wo auch die Anlage selbst am meisten ausgebildet erscheint. Die Konturen der verdickten Epithelschicht werden von dem Zeitpunkte ab, wo die Larve sich in ihrer Zelle aufzurichten beginnt, im allgemeinen recht scharf, so daß sich die Verdickung gegen das unterliegende Gewebe gut abhebt; in manchen seltneren Fällen geht sie allerdings auch erst allmählich in dasselbe über. Die Kerne der Bildungszellen rücken auf späteren Stufen mehr und mehr an die Oberfläche der Kontur, unterhalb der Kerne aber sind die Zellen noch ziemlich verlängert. Die Verhältnisse, wie ich sie bei Vespa beobachtet habe, machen es nun wahrscheinlich, daß auch bei Apis das Epithel zuletzt, d. h.

bei Tieren, die unmittelbar vor dem Zustande der Flugreife stehen, an fast allen Teilen des Stachelapparates wieder einschichtig wird; leider besitze ich aber von Apis kein Präparat, das so beweisend wäre wie das von Vespa.

Zu den einzelnen Bestandteilen der Anlage ist nunmehr nur noch weniges zu bemerken. Stachelscheiden, Schienenrinne, Stechborsten und Gabelbein bieten nichts Erwähnenswertes; ihr Epithel ist ein einschichtiges Cylinderepithel. Da, wo es verdickt ist, kommt die Verdickung zustande dadurch, daß sich die Zellen entsprechend verlängern. Der Giftkanal zeigt zu äußerst ein Plattenepithel und darunter eine Cuticula (Intima) mit quergerichteten Verdickungen, ähnlich wie die Chitinspiralen der Tracheen. Die histologischen Verhältnisse der Giftblase und des Drüsenschlauches sind so, wie sie LEYDIG (l. c.) geschildert hat. Er hat insbesondere auch recht, wenn er dort sagt, der Beschreibung, welche MECKEL in MÜLLER's Archiv, 1846, S. 49 der Originalabhandlungen von der Giftdrüse der Honigbiene gebe: „die Giftdrüse bei Apis mellifica sei ein rundes Läppchen, von einer Tunica propria umschlossen", müsse eine Verwechselung zugrunde liegen. In dem Aufsatze, worin MECKEL dies behauptet, sei hier gleichzeitig ein anderer Fehler berichtigt. Die Mündung der Giftdrüse ist nicht über dem After, wie MECKEL dort (S. 70) angiebt, sondern unter demselben. Über die sog. Schmierdrüse, die ja allerdings vielleicht nicht zum Giftapparat gehört, hat LEYDIG Angaben nicht gemacht. Ihr histologisches Verhalten ist folgendes: Ihre Mündung ist eine sehr enge Querspalte, deren Wandungen aus zwei Lagen von Zellen bestehen, die innere Lage stärker sich färbend als die äußere; daher vielleicht nur die innere als drüsig anzusprechen. Die Kerne dieser beiden Lagen von Zellen liegen an den peripherischen Enden, nicht an den centralen Enden der Zellen. Diese doppelte Zelllage behält die Drüse bei bis kurz vor der Hälfte ihres Verlaufes; dann verschwindet die äußere Lage, und es bleibt als Wandung nunmehr nur noch eine Lage von Zellen zurück, die sämtlich mit stumpfen Zotten in das Innere des jetzt sehr viel geräumiger werdenden Lumens hineinragen; ähnlich wie an gewissen Stellen die Zotten des Darms in diesen. Sehr deutlich sieht man an der sog. Schmierdrüse, wie sich das allgemeine Körperepithel direkt in sie fortsetzt und hier sich nach und nach zum zottigen Drüsenepithel umbildet. Nerven und Muskeln zeigen histologisch ebenfalls nichts Bemerkenswertes. Die Wandung der Tracheen besteht aus einem sehr schönen Pflasterepithel, unter

welchem die Chitinspiralen verlaufen. Dieses Pflasterepithel entsteht aus dem gewöhnlichen Cylinderepithel des Körpers da, wo es eben in die Wand der Tracheen übergeht.

Auf die Histologie des Geschlechtsapparates einzugehen ist vom Standpunkte unserer Aufgabe keine Veranlassung.

Gern hätte ich noch Melipona auf die Entwickelung des Stachels untersucht; allein nach gütiger Auskunft eines Herrn, der sie früher in Deutschland gezüchtet hat, scheint ihre Züchtung hier augenblicklich aufgegeben zu sein.

Am Schlusse dieses Teiles meiner Untersuchung gebe ich eine Zusammenstellung meiner Resultate über die Entwickelungsgeschichte der Giftdrüse bei Apis mellifica ☿, um dieselben alsdann mit denen von KRAEPELIN und ULJANIN zu vergleichen.

1. Zeit der Anlage: Die Giftdrüse wird angelegt vor der Zeit, wo die weibliche Larve durch Vergrößerung ihrer Zelle und Darbietung besonders reichlicher Nahrung veranlaßt werden kann, sich zum vollkommenen ♀ auszubilden; denn eine am ersten Tage dieser Entwickelung zum vollkommenen ♀ stehende Larve zeigt eben bereits diese Anlage (Fig. 3). Da nun das Ei in der Regel 3 Tage braucht, um zur Larve zu werden und diese wieder 2—3 Tage alt sein muß, ehe sie von den Bienen zur königlichen Larve erhoben wird, und da ferner die allerjüngsten Larven die Anlage noch nicht zeigen, so ergiebt sich, daß das erste Auftreten der Anlage fallen muß zwischen den 3. und 6. Tag nach dem Zeitpunkte, wo das Ei den mütterlichen Körper verlassen hat.

2. Ort der Anlage: Angelegt wird die Giftdrüse am ventralen Hinterteile des 12. und 13. Segments.

3. Art der Anlage: Von der Anlage der Giftdrüse erscheinen am weitesten nach hinten (am 13. Segment) die Stachelscheiden; an ihrer statt tritt zuerst eine Verdickung des eingesunkenen Epithels auf, aus welcher sich nach und nach 2 symmetrisch zur Medianebene und wagerecht unter dem Unterleibe verlaufende Zapfen heraus. differenzieren. Der Teil des Unterleibes, an welchem diese Zapfen mit ihrem Vorderende angewachsen sind, differenziert sich später nach vorn zu jederseits zu einer oblongen Platte, von der sich sodann wieder jederseits von außen und parallel zu ihr eine quadratische Platte abgliedert; beide gehören dem 13. Segmente an; ebenso der Rinnenwulst als Verbindung der oblongen Platten. Etwas vor der Stachelscheide, aber noch zum 13. Segment gehörig, legt sich kurz darauf die

Schienenrinne an, zuerst in zwei getrennten Hälften, die im hinteren Teil ihres Verlaufs frei unter dem Unterleibe liegen, später im vorderen aber mit dem Unterleibe verwachsen, zwischen sich eine enge Rinne lassend, die Schienenrinne, die sich auf späteren Stadien noch mehr vertieft. Je mehr das Tier wächst, um so deutlicher zeigt sich das Bestreben der beiden getrennten Hälften, auch unter sich zu verwachsen, wobei die Verwachsung von hinten nach vorn fortschreitet. Ist die Verwachsung in der ganzen Länge erfolgt, so stellt sich nun die Schienenrinne dar als ein unten offener Halbkanal, der nach vorn zu tiefer und breiter wird und sich hier in den senkrecht aufsteigenden Ausführungsgang der Giftdrüse, den Giftkanal, fortsetzt, der seinerzeit wieder mit der Giftblase und durch sie mit dem am Vorderende derselben befindlichen, zuletzt zweigabeligen, das Gift sezernierenden Drüsenschlauche in Verbindung steht. Die Giftblase legt sich zunächst im Innern des Körpers an, und zwar in der Gegend des 12. Segmentes, wächst aber von hier aus sehr rasch der sich immer mehr dorsalwärts erhebenden Schienenrinne entgegen, bis beide sich treffen. Nunmehr trennt sich der dorsale Teile dieses Halbkanals auf die ganze Länge, wo er mit dem Unterleibe verwachsen war, von diesem ab und bildet hier eine kolbige Erweiterung, den sog. Kolben der Schienenrinne, in welchem der Giftkanal kurz nach seinem Eintritte endigt. Da sich der Giftkanal und der Drüsenschlauch im Zusammenhange mit der Giftblase anlegen, gehören auch sie dem 12. Segmente an. Die Stechborsten legen sich am 12. Segmente an, zunächst als Verdickung einer seichten, symmetrisch zur Medianlinie rechts und links liegenden Epitheleinsenkung, aus welcher schon bald zwei sich seitwärts nach außen scharf umbiegende Zapfen entstehen, die, sowie sie länger werden, die scharfe Auswärtsbiegung nur noch an ihrem hinteren Ende zeigen, bis sie auch hier dieselbe verlieren und dann im allgemeinen parallel unter den beiden Schienenrinnenhälften, jede von ihnen unter einer von diesen, verlaufen. Dem 12. Segmente gehören auch die Bögen der Schienenrinne sowie die Stechborstenschenkel an (S. 43—44). In der Nähe des vorderen Endes der Stechborsten mündet in den Giftkanal die sog. Schmierdrüse, deren erste Anlage sich ebenfalls zu der Zeit zeigt, wo die Larve sich in ihrer Zelle zu erheben beginnt. Sie erscheint zuerst als eine Einstülpung des Epithels, und zwar ebenfalls im Bereiche des 12. Segmentes. Die erste deutliche Anlage des Gabelbeins fällt in das Puppenstadium, an den Anfang der Chitinisierung, und zeigt sich

als ein nach innen sich fortsetzendes Stück der Ventralseite des 12. Segmentes, das, in zwei zunächst nur mit groben Umrissen angedeuteten Schenkeln rechts und links von der Medianlinie beginnend, nach innen und oben in ein unpaares Stück ausläuft, welches sich dem Rinnenwulste am vorderen Ende des Kolbens unmittelbar auflagert und an welches sich kräftige Muskeln ansetzen. Ein Querschnitt zeigt zwischen den beiden Schenkeln dieses Stückes den Giftkanal innerhalb des Kolbens der Schienenrinne, und die nächsten Querschnitte nach vorn zu zeigen, daß in dieser Gegend der Kolben aufhört. Auch die Anlage des Winkels vermag ich erst auf dieser Stufe nachzuweisen. Da er sich an das Vorderende der Stechborsten anfügt, kann er keinem anderen als dem 12. Segment angehören.

Von den Nerven werden sehr früh angelegt: die Bauchganglienkette; schon auf den frühesten Stufen, welche die Anlage des Giftapparates zeigen, fehlt auch sie nicht. Dagegen vermag ich nicht anzugeben, wann die von der Bauchganglienkette seitwärts abgehenden segmentalen Nerven und namentlich wann die vom letzten Bauchganglion nach hinten zum Giftapparat abgehenden Nerven zuerst auftreten; darf ich nach Analogie der bei Ameisen (Formica) auftretenden Verhältnisse urteilen, so scheint dies ebenfalls sehr frühe zu geschehen.

Die Muskeln werden angelegt, sobald die bloßen Verdickungen des Epithels, welche den Anfang der ganzen Anlage bezeichnen, anfangen, sich zu Zapfen, Wülsten und Rinnen zu differenzieren, sobald also Ansatzpunkte gegeben sind; es findet dies zu der Zeit statt, die wir als drittes und viertes Stadium bezeichnet haben.

Die Tracheen erscheinen ebenfalls schon auf den frühesten Stadien, und zwar gleich hier mit einer äußeren Wandung aus Pflasterepithel und einer Cuticula mit Querstreifen (Anfänge der Chitinspiralen).

Wenn ich nun mit diesen Ergebnissen zunächst Uljanin's Angaben (l. c.) vergleiche, so finde ich unbedingte Übereinstimmung in folgenden Punkten: 1. in der Zeit der Anlage, 2. im Orte der Anlage, 3. in der räumlichen Aufeinanderfolge der einzelnen Teile der Anlage, 4. in dem Verhalten der Larve nach der vierten Häutung, womit offenbar das Stadium gemeint ist, in welchem sich die Larve in der Zelle aufzurichten beginnt: am 12. Segmente erscheinen die beiden Stechborsten (= Stilette des Stachels Ulj.), am 13. Segment die Stachelscheiden und die beiden noch nicht vereinigten Hälften der Rinne, 5. im Verhalten der Larve

vor dem Übergange ins Stadium der Puppe: vollständige Verwachsung der Schienenrinnenhälften, Überkleidung der Teile des Stachels mit einer Cuticula.

Dagegen nicht unbedingt beistimmen kann ich ULJ., wenn er sagt: „Die Giftdrüse und Giftblase bilden sich, unabhängig vom Stachel, durch eine einfache Einstülpung der Hypodermis in das Innere.“ Es kann das mißverstanden werden. Ich würde also vorziehen zu sagen: Es giebt einen Moment im Larvenleben der Biene, wo sich die Giftdrüse und Giftblase unabhängig vom Stachel im Inneren des Körpers anlegen, aber schon sehr bald darauf wachsen die beiden zuerst von einander getrennten Anlagen einander entgegen, indem sich die Schienenrinne nach oben vertieft, während sich die Giftblase nach unten verlängert.

Gar nicht beistimmen aber kann ich ULJ., wenn er behauptet, daß nach der vierten Häutung bei den Bienen alle Anhänge gegliedert wären. Weder kann ich das auf denjenigen meiner Schnitte finden, welche die Entwickelung des ♂ verfolgen, noch auf denjenigen, welche der ♀-Larve in dem betreffenden Stadium angehören (Stadium 2 der ♀-Larve). Auch KRAEPELIN hat es nicht gefunden, daß auf diesem Stadium bei A. die Anhänge gegliedert sein sollten; dagegen spricht auch die Thatsache, daß bei so nahe verwandten Tieren, wie V., M. und F. nichts Analoges beobachtet worden ist. Was ULJ. veranlaßt haben mag, die Anhänge bei A. auf diesem Stadium für gegliedert zu halten, ist wohl der Umstand gewesen, daß die Wärzchen, welche die Anlage bilden, sich bei stärkerem Wachstum innerhalb der Embryonalhaut krümmen, weil es ihnen an Platz fehlt, sich zu strecken. Dergleichen ist sowohl von DEWITZ beobachtet (S. 541 seiner Abhandlung), wie auch von mir. Die Erscheinung tritt aber nicht bloß an Wärzchen der Giftdrüsenanlage auf, sondern auch an anderen Hervorragungen des Epithels und sogar an Stellen, wo das Epithel normalerweise gar keine Hervorragungen zeigt. Daraus geht wohl am besten hervor, daß die Gliederung der betreffenden Anhänge, wie sie ULJ. beobachtet haben will, nur eine scheinbare gewesen sein kann. Infolge dessen kann ich ULJ. auch nicht beistimmen, wenn er sagt, der ganze Stachel sei homolog 2 Paaren von Füßen. Die ursprüngliche Anlage des Stachels sieht allerdings ganz so aus wie die Anlage der Füße (Fig. 3); aber während diese sich im Verlaufe der weiteren Entwickelung gliedern, bleibt die Anlage des Stachels im weiteren Verlaufe ungegliedert, differenziert sich aber

dafür in anderer Richtung; beide Anlagen divergieren also in ihrer Entwickelung.

Mit den Resultaten von KRAEPELIN's Arbeit kann ich mich in allen Punkten, die hier in Betracht kommen, einverstanden erklären; ergänzen konnte ich sie inbezug auf den Anfangspunkt der Entwickelung, die Muskulatur des Stachels, die Anatomie des den Stechborsten aufsitzenden Hemmblattes, die Innervation des Giftapparates, seine Versorgung mit Tracheen und seine Histologie.

Auf dieser Grundlage fußend gehe ich nunmehr zu den übrigen noch zu untersuchenden Hymenopteren über.

Zunächst zu Vespa; und zwar wähle ich **Vespa vulgaris.**

Die Entwickelung der Giftdrüse bei V. v. verläuft folgendermaßen:

Erstes Stadium. Bei einer Größe der Larve von etwa 6 mm finde ich die Stachelscheiden angelegt, als eine symmetrisch zur Medianlinie liegende Verdickung des Epithels; weitere Anlagen fehlen.

Zweites Stadium. Etwa 7 mm. Die Stachelscheiden zeigen sich etwas weiter entwickelt, aber noch nicht frei am Unterleibe; zwischen ihnen, ebenfalls symmetrisch zur Medianlinie, eine zweite Verdickung mit ganz leichter Andeutung eines medianen Spaltes an der Stelle der späteren Schienenrinne; die Stechborsten hier jederseits nur als leicht angedeuteter Wulst in einer ziemlich seichten Furche.

Drittes Stadium. 9 mm. Stachelscheiden nach innen nicht frei, aber die Wülste, durch welche sie hier vertreten werden, schon weiter aus dem Epithel sich heraushebend. Schienenrinne immer noch nur angedeutet. Stechborsten in Form zweier in der Mitte ihres Längsverlaufes überbrückter, an beiden Enden aber offener Furchen mit verdickter dorsaler Wandung.

Viertes Stadium. 11 mm. Stachelscheiden ähnlich wie auf dem vorhergehenden Stadium. Schienenrinne schon etwas deutlicher, aber dorsal nicht geschlossen. Stechborsten: Die Furche nicht mehr in der Mitte überbrückt, von ihrer dorsalen Wandung hebt sich, zunächst noch schwach, ein Wulst ab.

Fünftes Stadium. 12 mm. Stachelscheiden und Schienenrinne ähnlich wie auf dem vorhergehenden Stadium. Stechborstenwulst noch charakteristich zur Seite gebogen, wie bei A. m.

Sechstes Stadium. 12½ mm. Stachelscheiden ähnlich, wie vorher; beide Hälften der Schienenrinne auf eine kurze Strecke

(0,02 mm) frei, die Schienenrinne selbst dorsal geschlossen. Stechborsten ähnlich wie vorher.

Siebentes Stadium. 12 $\frac{3}{4}$ mm. Stachelscheiden und Schienenrinne ähnlich wie vorher. Stechborsten auf kurze Strecke (0,02 mm) frei.

Achtes Stadium. 13 mm. Wülste der Stachelscheiden zu beiden Seiten stärker hervortretend, Schienenrinne tiefer ausgehöhlt, ihre Hälften auf 0,02 mm frei; Stechborsten auf 0,02 mm frei, sonst noch schärfer von der Medianlinie zurückgebogen, als vorher.

Neuntes Stadium. 13 $\frac{1}{2}$ mm. Sehr charakteristisch. Der Raum, in welchen Stachelscheiden und Schienenrinne zu liegen kommen, noch einige μ nach dem Hinterende der ganzen Anlage sich als eine flach auslaufende Rinne fortsetzend. Stachelscheiden beiderseits der Schienenrinne als Wulst stark hervortretend, an ihrem Hinterende eben im Begriff, sich von Epithel frei abzulösen. Schienenrinne da, wo sie an den Unterleib angewachsen ist, noch stärker vertieft, als vorher, eine tiefe, schmale Rinne bildend, die sich dorsalwärts verbreitert, wobei aber ihre dorsale Decke flach bleibt: erste Anlage der Giftblase und des Giftkanals. Die Anlage liegt der Schienenrinne als ein flacher Wulst auf, der sich nach 0,08 mm Erstreckung einschnürt, so daß 2 rundliche Lumina entstehen, die auf diesem Stadium nur 0,02 mm lang sind: die beiden Drüsenschläuche in ihrer ersten Anlage. Stechborsten am Hinterende 0,07 mm frei hervorragend, weiter nach vorn mit dem Unterleibe verwachsen. Auf diesem Stadium auch die erste deutliche Anlage der oblongen und quadratischen Platte, in Gestalt von jederseits 2 niedrigen Wülsten, welche die Schienenrinne im vorderen Teile ihres Verlaufes rechts und links begleiten; die oblonge Platte die kräftiger angelegte und der Schienenrinne zunächst liegend, die quadratische Platte die schwächere und nach außen von ihr.

Zehntes Stadium. 13 $\frac{1}{2}$ mm. Die Stachelscheiden am Hinterende auf 0,06 mm frei am Unterleibe hervortretend, weiter nach vorn mit dem Unterleibe verwachsen. Die Schienenrinnenhälften nach vorn unter sich zu einem Stücke von hufeisenförmigem Querschnitte verwachsen, aber zunächst nicht mit den Unterleibe; am Hinterende 2 freie Hälften. Nachdem dieses hufeisenförmige Stück auch mit dem Unterleibe verwachsen, zeigt sich weiter vorn über der Schienenrinne die Giftblase, auf eine Entfernung von 0,1 mm, davon die vordersten 0,03 mm in 2 Röhren, die Giftschläuche,

ausgehend. Die Stechborsten auf 0,17 mm frei am Unterleibe hervorragend, von da nach vorn mit dem Unterleibe verwachsen. Sie erstrecken sich ziemlich weit nach hinten, viel weiter als auf den vorhergehenden Stadien.

Elftes Stadium. 14 mm. Stachelscheiden auf weitere Strecke, als vorher, nämlich auf 0,15 mm, frei am Unterleibe hervortretend. Schienenrinne in 2 Hälften auf nur 0,01 mm vom Hinterende, auf weitere 0,21 mm beide Hälften verwachsen, aber frei am Unterleibe, von da mit dem Unterleibe verwachsend und sich alsbald nach oben in die Giftblase fortsetzend. Stechborsten noch weiter nach hinten reichend, als auf dem vorigen Stadium, hier schon 0,33 mm lang frei; da, wo sie mit dem Unterleibe verwachsen, mündet zwischen ihnen die erste Anlage der sog. Schmierdrüse, bestehend aus einem unpaaren Ausführungsgang, der von zwei rechts und links nach oben gehenden kurzen Schläuchen herkommt. Giftblase hier im Durchschnitt mehr dreieckig von Gestalt, die oberste Seite des Dreiecks wagerecht liegend.

Zwölftes Stadium. 15 mm. Stachelscheiden frei auf 0,22 mm, Schienenrinne auf 0,42 mm in ihren Hälften verschmolzen, nur ganz an der Spitze nicht. Stechborsten auf 0,30 mm frei. Giftblase 0,16 mm lang, die beiden Drüsenschläuche je 0,10 mm lang.

Dreizehntes Stadium. Äußerlich völlig entwickeltes Tier, aber ohne jede Spur der Chitinisierung (nicht einmal Augen chitinisiert). Stachelscheiden am Unterleibe frei auf 0,98 mm, von da nach vorn sich deutlich in die oblonge und quadratische Platte differenzierend. Schienenrinne ihrer ganzen Länge nach verwachsen; auf 1,14 mm der Giftkanal unten durch die Stechborsten geschlossen; im ganzen 1,58 mm lang, davon der Kolben, der hier zum ersten Male deutlich zu erkennen ist, ungefähr 0,42 mm; Stechborsten 2,14 mm lang bis zu der Stelle, wo ihre Schenkel mit dem Winkel verwachsen, der seinerseits wieder mit dem Unterleibe verwachsen ist; sie verlaufen annähernd parallel zu einander und sich immer unter der Schienenrinne haltend bis kurz vor der Stelle, wo sie sich bogenförmig erheben; hier aber treten sie weiter auseinander, fast so weit, als es die Breite der Scheide erlaubt, in welcher ihre Vorderenden sich verlieren. Der Rinnenwulst ist hier auf eine Entfernung von 0,14 mm zu erkennen, das Gabelbein aber noch nicht von ihm differenziert. Der Giftkanal steigt vom Vorderende des Kolbens, wo neben ihm die sog. Schmierdrüse einmündet, vertikal empor zur Giftblase, welche

von 2,00 mm bis 2,50 mm reicht, den Durchschnitt einer sehr stark bikonvexen, horizontal liegenden Linse zeigt und mit einer starken Muskulatur versehen ist, die sich in 4 Lappen so um die Giftblase herumlegt, daß der Querschnitt der Giftblase durch dieselbe in 4 Quadranten, nämlich die 4 Muskellagen, geteilt erscheint. Die Muskellage ist in der Mitte eines jeden Quadranten etwas stärker, als an dessen Enden. Die Giftblase ist im vorderen Drittel ihrer Erstreckung angefüllt mit einer Drüsenmasse von annähernd kreisrunder Kontur; aus dieser Drüsenmasse mündet ein genau in der horizontalen Mittellinie der Giftblase liegender sehr kurzer Kanal in die Giftblase gegenüber der Stelle, wo der Giftkanal von ihr ausgeht. Diese Drüsenmasse füllt den hinteren Teil eines Drüsensackes vollständig aus. Solange der kurze Kanal innerhalb dieser Drüsenmasse verläuft, bleibt er einfach, gabelt sich aber bald in 2 Kanäle, während gleichzeitig innerhalb des Drüsensackes ein Lumen entsteht, welches in seiner Kontur der äußeren Wandung des Drüsensackes folgt. Der Durchmesser dieses Lumens ist etwa die Hälfte von dem Durchmesser des Drüsensackes. An die neue innere Wand des Drüsensackes legen sich nun die beiden Zweige des Kanals dicht an. Weiter nach vorn trennt sich aber im Bilde der Drüsensack in 2 Hälften, die parallel zur Sagittalebene des Körpers liegen, indem er gleichsam oben und unten zerreißt; und dabei entsteht der Schein, als wenn die innere, bisher annähernd auch kreisrunde Kontur des Drüsensackes in die einer bikonvexen, senkrecht stehenden Linse überginge (Fig. 4). Diese Kontur setzt sich dann weiter nach vorn unmittelbar mit der Kontur der Giftblase in Verbindung, während die zwei Drüsenkanäle, sich immer weiter voneinander entfernend, zuletzt über den Rand der Giftblase austreten und mit ganz wenig verdickten blinden Enden im Unterleibe frei aufhören. Die Wand der Giftblase und die linsenförmige Kontur haben dieselbe Beschaffenheit; beide bestehen aus 2 Schichten: einer Schicht mit Zellkernen und einer Cuticularschicht ohne Kerne. Während aber bei der Giftblase die Cuticularschicht von der Zellschicht nach innen liegt, ist dies bei der linsenförmigen Kontur gerade umgekehrt. Es ergiebt sich daraus, daß die Giftblase von außen durch die Drüsenmasse eingestülpt worden ist und daß die linsenförmige Kontur demjenigen Teile der Giftblase angehört, an welchem sich eben die Einstülpung vollzog. Daß diese Auffassung die richtige ist, zeigen Längsschnitte. An ihnen ersieht man zugleich, daß der Boden des Drüsensackes sich flach ins Innere desselben

hineinwölbt, etwa wie der Boden einer Flasche. Am innersten Punkte der Wölbung mündet der erwähnte Kanal.

Vierzehntes Stadium. Äußerlich völlig entwickeltes Tier, mit Anfängen der Chitinisierung. Ergiebt sehr charakteristische Bilder, da die einzelnen Elemente hier sehr scharf hervortreten. Die Muskeln des Stachels (Fig. 5) sind sehr deutlich; es sind dieselben wie bei A. m.; deutlich auch der Rinnenwulst, dem aber hier die Behaarung fehlt, während sie bei der Biene auf diesem Stadium vorhanden ist; sehr deutlich das Gabelbein, genau wie bei der Biene gebildet. Auch der Winkel ist nicht zu verkennen. Der Durchschnitt der Giftblase hier nicht mehr hochgewölbt linsenförmig, sondern stumpf gelappt (etwa 7 Lappen). Die Länge der Giftblase beträgt in der Richtung, in welcher sie geschnitten ist, also parallel zu einer Querebene des Körpers, 2,42 mm. Die Muskulatur der Giftblase sehr stark. Die Muskeln in den Schnitten sehr verschieden getroffen, vorwiegend aber auf den linken beiden Quadranten im Querschnitte, auf dem rechten im Längsschnitte. Die Drüsenmasse, die auf dem vorigen Stadium sich im Innern des Drüsensackes zeigte, hier nicht mehr vorhanden; dagegen der Sack selbst mit Wandungen, die sich überall deutlich von der Wand der Giftblase abheben; ob aber diese Wände hier noch drüsiger Natur sind, scheint zweifelhaft (Fig. 6). Der Kanal, der auf dem vorigen Stadium sich innerhalb des Drüsensackes in zwei gabelte, bleibt hier bis nahe zu seinem Austritte aus der Giftblase einfach, zeigt aber eine Scheidewand. Er ist leicht chitinisiert. An der Giftblase deutlich eine quergestreifte Intima.

Fünfzehntes Stadium. Völlig entwickeltes chitinisiertes Tier. Der Darstellung, welche KRAEPELIN von diesem Stadium giebt, habe ich bis auf einen Punkt nichts hinzuzufügen. Dieser Punkt betrifft die Deutung eines gelben Körpers innerhalb der Blase, der durch einen Strang mit der Wandung der Blase in Verbindung steht und den FENGER (l. c.) als Sekretionsorgan in Anspruch nahm, den aber KRAEPELIN für eine durch Häutung abgestoßene und zusammengeschrumpfte Chitinmembran zu halten geneigt ist. Wie eine solche Chitinmembran, die man sich als ein Häutungsprodukt des Innern der Giftblase doch immerhin ziemlich voluminös zu denken haben würde, durch den engen Giftkanal aus dem Körper sollte ausgestoßen werden können, ist doch nicht abzusehen. An eine vorherige Auflösung des Chitins aber kann wohl erst recht nicht gedacht werden, da das Chitin sich bekanntlich gegen Auflösungsmittel sehr resistent erweist. Es

wird vielmehr der gelbe Körper nichts anderes gewesen sein, als der Sack, von dem ich nachgewiesen habe, daß er allerdings mit dem Sekretionsorgan — dem Drüsenschlauche — in Zusammenhang steht; auch der Strang fehlt ja nicht, der ihn mit der Wand der Blase verbindet; es ist dies der leicht chitinisierte Kanal, der nach vorn in die beiden Sekretionsschläuche ausgeht. Sonach scheint mir die Ansicht FENGER's, obwohl sie unrichtig ist, nicht so weit von der Wahrheit abzuliegen, als die KRAEPELIN's.

Die Innervation der Giftdrüse ist dieselbe, wie bei A., ebenso der Verlauf der Tracheen, soweit sie zum Giftapparat in Beziehung stehen.

♀ in der Entwickelung analog wie bei Apis.

Über die Histologie der Giftdrüse vgl. MECKEL (l. c.) und LEYDIG (l. c.). Im übrigen sind die histologischen Verhältnisse wie bei A. m.

Von Vespiden habe ich noch Vespa crabro geschnitten in einem Stadium, welches dem 14. Stadium von V. vulgaris entsprechen würde. Die Verhältnisse sind ganz wie bei V. vulgaris, bis auf geringfügige Abweichung in der Krümmung der Schienenrinne. Da aber das Tier in allen Teilen größer ist, so sind auch die einzelnen Organe deutlicher zu sehen. Aus diesem Grunde sei hier ein Muskel besprochen, der sich auch bei A. findet, hier aber sich besser ausgebildet zeigt. Es ist derjenige Muskel, der innerhalb der Schienenrinne verläuft und den Giftkanal regiert. Da der Giftkanal bei V. auf eine ziemliche Strecke als Vollrohr in der Schienenrinne verläuft, auf eine viel längere Strecke als bei A., so leuchtet auch ein, warum der Muskel hier besser ausgebildet sein muß.

Der betr. Muskel beginnt nicht ganz am hinteren Ende des geschlossenen Giftkanals mit dem Querschnitt weniger Muskelfasern, welche rechts und links dicht am Giftkanale anliegen; geht man in Betrachtung der Schnitte allmählich nach vorn, so werden der Durchschnitte von Muskelfasern immer mehr, und sie nähern sich immer mehr der rechten und linken Wandung der völlig geschlossenen Schienenrinne, ohne daß jedoch die Durchschnitte derjenigen Muskelfasern, welche dicht am Giftkanal anliegen, zum Verschwinden kämen. So wird die Zone von Muskelfasern, welche rechts und links den Giftkanal begleiten, immer breiter und erfüllt schließlich den ganzen Raum zwischen den beiden seitlichen Wandungen des Kolbens und den beiden seitlichen Wandungen des Giftkanals. Dabei nähern sich die Querschnitte

immer mehr dem Längsschnitte, und das letzte Bild, welches sich am Vorderende des Kolbens von diesen Muskeln zeigt, besteht nur aus Längsschnitten. Eine genaue Analyse dieser Schnittserie ergiebt, daß sich an den Giftkanal, soweit er in der Schienenrinne verläuft, in ziemlicher Länge rechts und links ein Muskel ansetzen muß, der sich, mit seinem breiten Ende ziemlich weit nach hinten reichend, am Giftkanal längs herunter inseriert, mit seinem schmalen Ende aber rechts und links da, wo der Giftkanal in den Kolben eintritt. Es ist klar, daß ein solcher Muskel viel geeigneter sein muß, dem Gifte durch Richtung des Giftkanals den für jeden Fall passendsten Weg anzuweisen, als ein einfacher Längs- und Quermuskel. Eine schematische Figur (Fig. 7) mag die Art der Anheftung des Muskels verdeutlichen.

Schließlich sei hiermit noch die Angabe Uljanin's bestätigt, daß bei V. der Stachel sich ebenso bildet, als bei A. Die Bildung der eigentlichen Giftdrüse bei V. weist dagegen im Vergleich zu den betreffenden Verhältnissen bei A. einen bemerkenswerten Unterschied insofern auf, als der bei V. geschilderte Drüsensack bei A. völlig fehlt und der Drüsenschlauch von V. sich gleich bei seinem Austritte aus der Giftblase gabelt.

Nunmehr komme ich zur Untersuchung der Formicarien, von denen ich einen Vertreter der Formiciden und einen der Myrmiciden gewählt habe. Von den Poneriden — welche interessante Verhältnisse vermuten lassen — stand mir Material leider nicht zu Gebote. Ebenso habe ich mich — um dies gleich hier zu erwähnen — vergeblich um Material aus der Familie der Mutilliden bemüht.

Da der Stachel der Myrmiciden demjenigen der Bienen und Wespen weit näher steht, als der der Formiciden, so berichte ich zuerst über meine Befunde bei Myrmica; und zwar:

Myrmica laevinodis.

Hier ist bei einer Größe der Larve von $1\frac{1}{3}$ mm eine Anlage noch nicht zu sehen.

Das erste Stadium zeigt zweimal hintereinander am Unterleibe je 2 symmetrisch liegende Verdickungen; es sind dies die Stachelscheiden und die Stechborsten; die Schienenrinne ist hier sicherlich noch nicht angelegt, da ihre Anlage zwischen die beiden hintersten Verdickungen, die Stachelscheiden, fallen müßte, woran hier nichts zu sehen ist. Daß die weiter nach vorn liegenden beiden symmetrischen Verdickungen den Stechborsten zuzuschreiben sind, geht daraus hervor, daß sie:

1) eben weiter nach vorn liegen, als die hintersten Verdickungen, 2) sich beiderseits weiter von der Medianlinie entfernen. Für die Geschlechtsanlage aber können die beiden vorderen Verdickungen deshalb nicht in Anspruch genommen werden, weil diese unter dem 11. Bauchganglion liegen müßte, hier aber eine Verdickung nicht zu sehen ist.

Zweites Stadium. 2 mm. Stachelscheiden, Schienenrinne und Stechborsten noch bloß als Verdickungen des Epithels; die Schienenrinne daran kenntlich, daß sie zwischen der Anlage der Stachelscheiden sich anlegt, und zwar schon jetzt deutlich als Rinne. Auf einem nur wenig späteren Stadium zeigen sich die Stechborsten bereits deutlich nach außen gebogen.

Drittes Stadium. 2 mm. Stachelscheiden, Schienenrinne, Stechborsten und Geschlechtsanlage; letztere kenntlich an dem kleinen Bläschen, das hier jederseits unter der entsprechenden Verdickung liegt. Die Zugehörigkeit der Stachelscheiden (nebst der Schienenrinne) zum 13., der Stechborsten zum 12. und der Geschlechtsanlage zum 11. Segment ist festzustellen auf Längsschnitten; hier sieht man auch, daß die Verdickung jedesmal an der Hinterseite eines Segments liegt.

Viertes Stadium. 2½ mm. Stachelscheiden und Schienenrinne hier zum ersten Male vom Epithel des Unterleibes losgelöst, beide paarig, letztere weiter vorn an den Unterleib angewachsen als erstere. Sowie die Verwachsung der Schienenrinnenhälften mit dem Unterleibe eingetreten ist, verlängert sich die Rinne dorsalwärts etwa auf das Doppelte der Höhe der ihre beiden Hälften bildenden Anlage, und ihr oberster Teil, der Boden, tritt an Stelle eines mit abgerundeten Enden versehenen, in der Mitte ein wenig breiteren queren Lumens, der ersten Anlage der Giftblase mit den Drüsenschläuchen; die abgerundeten Enden (das eine von ihnen ist von dem ganzen Lumen fast abgeschnürt) = Drüsenschläuche, mittlerer Teil = Giftblase. Die Stechborsten, auf den hintersten Schnitten, wo sie zu sehen sind, von der Schienenrinne lateralwärts liegend, treten zuerst in einem horizontalen Bogen, dessen Konvexität nach unten gekehrt ist, dann in einen scharfen Bogen nach oben an den Unterleib heran und verwachsen mit demselben seitwärts von der Stelle, welche bisher die Schienenrinne eingenommen hatte; nachdem diese verschwunden ist, bilden sich am Unterleibe zwei etwas nach außen gerichtete Hörner, denen sich bald von zwei symmetrischen Stellen, die am Unterleibe weiter nach außen liegen, Epithel entgegenwölbt, das

die Tendenz zeigt, in der Mitte zu verschmelzen (erste Andeutung der Scheide). Die Verschmelzung tritt aber hier noch nicht ein. Noch weiter nach vorn sieht man die Stelle, wo der Eiergang gerade unter dem 11. Bauchganglion sich in die beiden Eileiter spaltet. Die ganze Anlage ist, wenigstens da, wo sie die Höhe ihrer Entwickelung erreicht, mit einer Cuticula überzogen; Muskeln finden sich an der Stelle, wo die Stachelscheiden an den Unterleib angewachsen sind und an der Schienenrinne da, wo später die Giftblase sich ausbildet.

Fünftes Stadium. Wie vorher, nur die Schienenrinne später mit dem Unterleibe verwachsend, das quere Lumen des vorigen Stadiums vorhanden, aber schon 0,02 mm weiter nach vorn deutlich in 3 Lumina zerfallend (Giftblase, Drüsenschläuche); erst 0,02 mm weiter nach vorn Verwachsung der Schienenrinne mit der Giftblase und Verschwinden der beiden Drüsenschläuche. Die Scheide hier auf kurze Zeite völlig geschlossen, wie bei A. eine Querspalte, die flach in den Unterleib eindringt. Unmittelbar hinter der Stelle, wo die Scheide sich völlig schließt, liegen unter dem 11., sehr starken Bauchganglion die beiden paarigen Endstücken des Receptaculum seminis zu beiden Seiten der Medianlinie in Gestalt zweier kurzen, an ihren Enden wenig angeschwollenen Schläuche.

Sechstes Stadium. 2⅔ mm. Ungefähr dem 11. Stadium von, A. entsprechend, nur die Verhältnisse weniger deutlich als dort. Was dort als Bögen der Schienenrinne anzusprechen war, wird auch hier so gedeutet werden müssen, weil die Lagebeziehungen der betr. Teile hier wie dort dieselben sind. Ferner hier wie dort der Kanal der Schienenrinne dorsalwärts viel tiefer ins Innere des Körpers hineinragend als vorher, oben erweitert; über ihm ein Lumen, das sich etwas weiter nach vorn mit ihm in Verbindung setzt: die Giftblase mit Muskulatur; auch die beiden Drüsenschläuche. Stechborsten an der Stelle, wo sie mit dem Unterleibe verwachsen sind, einander sehr genähert, ihr Hinterende zuletzt wagerecht nach außen um- und wieder etwas aufwärts gebogen; anders als bei A. Weiter nach vorn Receptaculum seminis mit den beiden ihm seitlich symmetrisch aufsitzenden Schläuchen; Scheide abgeschlossen; Teilung des Eiergangs in die beiden Eileiter zu erkennen.

Siebentes Stadium. Schienenrinnenhälften gleich von hinten an verwachsen. Stechborsten in ihrem ganzen Verlaufe (mit Ausnahme des vordersten Endes) parallel zu einander frei am Unter-

leibe liegend und immer unter der Schienenrinne, nicht wie auf früheren Stadien, ihr anfänglich (in ihrem vordersten Teile) zur Seite. Giftblase hier völlig im Innern des Körpers angelegt, mit der Schienenrinne nur dadurch in Verbindung, daß sich diejenige Verdickung des Epithels, aus welcher die Schienenrinne entstanden, dorsalwärts nach innen in den Körper fortsetzt und sich hier an die die Giftblase umgebende Verdickung anlegt; aber ein Kanal zwischen Schienenrinne und Giftblase ist auf diesem Stadium nicht vorhanden. In andern Exemplaren dieses Stadiums ist der Kanal äußerst fein und schwer zu verfolgen. Der Giftblase liegt dorsalwärts polsterartig eine Zellmasse auf, welche in zwei rechts und links verlaufende Schläuche ausgeht (erste Anlage des Drüsenpolsters).

Achtes Stadium. Schienenrinne vorn etwas verbreitert (erste Andeutung des Kolbens), aber unten noch offen; es fehlt noch die Andeutung des Gabelbeines und des Rinnenwulstes; dagegen sehr deutlich ist das Drüsenpolster, welches hier die Giftblase von oben einstülpt. Die beiden Drüsenschläuche zeigen am äußersten Ende eine leichte Anschwellung. Erste deutliche Anlage der sog. Schmierdrüse, unmittelbar vor der Giftdrüse in die Scheide einmündend.

Neuntes Stadium. Äußerlich völlig entwickelt. Schienenrinne vorn sehr deutlich verbreitert, zwar völlig frei am Unterleibe von vorn bis hinten, aber auch jetzt noch ohne Andeutung von Gabelbein und Rinnenwulst. Schienenrinne beim Eintreten des Giftkanals in dieselbe unten geschlossen. Der Giftkanal verläuft in der Schienenrinne nur eine ganz kurze Strecke (0,02 mm). Giftblase durch das Drüsenpolster noch tiefer eingestülpt als vorher; man sieht deutlich, wie vom untern Ende des Drüsenpolsters sich in Windungen nach oben ein unten offener Drüsenschlauch zieht, der sich dann in 2 Zweige gabelt.

Zehntes Stadium. Äußerlich völlig entwickeltes Tier, äußerlich ohne Spur von Chitinisierung. Die Stachelscheiden verlaufen auf 0,24 mm Länge von einander getrennt frei am Unterleibe, weitere 0,04 mm werden sie durch eine sehr schmale Querbrücke an ihrem oberen Teile verbunden, bleiben aber gegen den Unterleib noch frei, um erst von da ab nach vorn mit ihm zu verwachsen. Schienenrinne die hintersten 0,4 mm ohne Giftkanal, von da noch 0,08 mm lang, mit Giftkanal zu oberst und Schmierdrüse zu unterst. Vorderer Teil der Schienenrinne kolbig erweitert und unten geschlossen auf 0,06 mm. Giftkanal noch bis

0,52 mm horizontal verlaufend, dann vertikal aufsteigend (die Wandungen hier deutlich mit Chitinspiralen), von da nach hinten sich allmählich erweiternd zur elliptischen Giftblase; im Innern der Giftblase das Drüsenpolster entknäuelt und einzelne Drüsenschläuche im Durchschnitt getroffen. Die Giftblase von hinten nach vorn sich über eine Entfernung von 0,22 mm erstreckend. Der hintere Teil des Kolbens verläuft in einer unten offenen, jedoch durch die Stechborsten verschließbaren Rinne und zwar so, daß er anfangs nirgends die Rinne berührt, weiter nach vorn jedoch verwachsen seine Seiten mit den Seiten der Rinne, so daß auf eine kurze Strecke Giftkanal und Schmierdrüse wie von einem stumpfwinkligen, nach unten geöffneten, ganz im Innern des Körpers liegenden Lumen überdeckt erscheint: die erste Anlage des Gabelbeins, die jedoch auch hier an einer Stelle noch Zusammenhang mit dem Epithel des Unterleibes aufweist. Das Gabelbein von A. ist jedoch ohne Gabelstiel, jenes unpaare, nach oben gerichtete Stück, welches sich bei A. und V. an dieser Stelle zeigt. Aus dieser Anlage differenziert sich bei A. auch der Rinnenwulst heraus, der jedoch beim erwachsenen Tiere von M. fehlt. Während an der Mündung der Schmierdrüse, die bei 0,46 mm gerade am vorderen Ende der Stechborsten mit sehr engem, querspaltförmigen Lumen beginnt, dieselbe unterhalb der Giftblase liegt, findet weiter nach vorn eine Verlagerung der beiden Röhren in der Art statt, daß die Schmierdrüse nunmehr links vom Giftkanal liegt; so in 5 Fällen unter 8; in den 3 anderen Fällen liegt sie rechts vom Giftkanal. In dieser Lage verläuft sie horizontal neben dem Giftkanal auf 0,10 mm, erhebt sich aber von da plötzlich senkrecht bis zur halben Höhe der Giftblase; hierbei erweitert sie sich nach oben zu und endet an ihrem obersten Punkte, hier geräumiger als der Giftkanal, mit sehr weitem Lumen und verhältnismäßig starker Wandung. Jede Stechborste endet 0,59 mm von ihrer Spitze nach vorn mit nach auswärts und aufwärts gebogenem Schenkel, an den sich unmittelbar der sogen. Winkel anschließt. Die Schenkel sind an ihrem Vorderende etwa 4mal so weit voneinander entfernt, als in der Mitte ihres Verlaufes. Jede Stachelscheide geht nach vorn in eine oblonge Platte aus, von der sich nach außen wieder eine quadratische Platte abgliedert.

Elftes Stadium. Völlig entwickeltes chitinisiertes Tier. Bezüglich dieses Stadiums ist auf die Darstellungen von KRAEPELIN (l. c.) und DEWITZ (l. c.) zu verweisen. K. hat recht, wenn er sagt, es seien bei M. alle Teile des Stachels in derselben Anordnung

und Zahl vorhanden, wie bei A. (Fig. 8). Es sind wirklich vorhanden: die Schienenrinne mit ihren Bögen und ihren Hörnern, die Stechborsten mit ihren Schenkeln, aber ohne Hemmplatte, das von DEWITZ nicht erwähnte Gabelbein, allerdings ohne seinen unpaaren Ast, an dessen Stelle ein kurzer stachelförmiger Fortsatz auftritt, die beiden Winkel, die oblongen Platten mit den Stachelscheiden, die quadratischen Platten. Und auch die gegenseitige Anordnung der Teile ist dieselbe, wie bei A. Nur ist zu bemerken, daß bei M. an der Stelle, wo Stechborsten und Winkel aneinander stoßen, völlige Verwachsung eintritt, während bei A. und V. der Winkel von der entsprechenden Stechborste noch als selbständiges Stück losgelöst werden konnte. Die Stelle, wo die Verwachsung stattgefunden hat, ist kenntlich durch eine ausgesprochene Knickung der Kontur — und dieser Umstand mag wohl KRAEPELIN veranlaßt haben, den Winkel auch bei M. als selbständiges Stück anzusehen und abzubilden. Inbezug auf das Stück, welches K. auf Tafel XV, Fig. 19 seiner Abhandlung abbildet, hat er nicht recht, wenn er es als Lamelle des Schienenrinnenbogens bezeichnet; es ist vielmehr ein Teil der oblongen Platte, mit deren übrigen Teilen es in kontinuierlichem Zusammenhange steht, wie man dies bei günstiger Beleuchtung deutlich sieht. Und es nähert sich, wenn man die Sache so auffaßt, die oblonge Platte des Stachels von M. — in Übereinstimmung mit der nahen Verwandtschaft von M. zu A. — auch mehr der Gestalt, welche sie bei A. hat. Man darf sich nämlich nur vorstellen, daß auf der Fig. 3 von Tafel XV der zwischen *e* und *d* befindliche Einschnitt sich dadurch verkleinert, daß *e* nach hinten zu größer wird und daß sich dabei der hintere Teil von *e* stark chitinisiert, so erhält man schließlich die Gestalt, welche die oblonge Platte bei M. zeigt. DEWITZ hat in diesem Punkte offenbar richtiger gesehen. Die schwierige Präparation dieser Teile ist vielleicht die Veranlassung gewesen, daß sich das Stück *e* der KRAEPELIN'schen Fig. 19, Taf. XV, von dem Zusammenhange mit der oblongen Platte losgelöst hat und nun für ein selbständiges Stück angesehen worden ist. Eine Zerreißung kommt an der Stelle, die K. als abgestutztes Ende der Lamella ansieht, öfters vor.

Wenn die Chitinteile des Stachels von M. in derselben Zahl und Anordnung vorhanden sind, wie bei A., so wird es nicht wunder nehmen, daß auch die Muskulatur im wesentlichen hier wie dort dieselbe ist. Nur können selbstverständlich diejenigen Muskeln nicht ausgebildet sein, welche sich an den unpaaren Ast

des Gabelbeins ansetzen. Es fehlt demnach von den bei A. aufgezählten Muskeln der Hauptteil des fünften und der ganze sechste. Vom fünften ist bloß die dort erwähnte Abzweigung vorhanden, die schon bei A. sehr schwach ist und für welche der stachelartige Fortsatz als Ansatzpunkt hinreichen mag. Alle andern Muskeln sind nachweisbar.

Über Innervation und Tracheen vermag ich nichts mitzuteilen; die Verhältnisse können jedoch hier nicht viel anders liegen, als bei A. Einiges dahin Gehörige findet sich bei FOREL. Der Nerv, welcher bei A. und V. die an den unpaaren Ast des Gabelbeins sich ansetzenden Muskel innerviert, muß hier entsprechend schwächer sein, da dieser unpaare Ast bei M. nicht viel mehr ist, als ein stachelartiger Fortsatz, auch sich an ihm nur ein unbedeutender Muskel inseriert.

Das histologische Verhalten der Chitinteile des Stachels ist ganz analog, wie bei A.; über die Histologie der Giftdrüse ist die schöne Arbeit von FOREL zu vergleichen.

Die Anatomie der Giftdrüse bei ♀ ergiebt nichts Bemerkenswertes. Im Eiergang fehlen die bei A. beobachteten Blindsäcke.

Ich komme endlich zu den Formiciden, und zwar zur Besprechung der Verhältnisse bei **Formica rufa.**

Erstes Stadium. 3½ mm. (DEWITZ, der die Entwickelung des Stech- und Giftapparates bei F. r. (Arbeiter) ebenfalls studiert hat, beginnt (l. c. S. 539) erst mit der Beschreibung derjenigen Verhältnisse, die sich bei der erwachsenen Larve zeigen. Die Anlage tritt aber, ähnlich wie bei der Biene (S. 31), viel früher auf, da das erste Stadium, auf welchem ich sie konstatieren konnte, nur die Größe von 3½ mm hat.) Nur eine Verdickung und Einsenkung des Epithels, unmittelbar hinter und über dem verschmolzenen 12. und 13. Bauchganglion; also jedenfalls die Stachelscheiden; denn nie tritt die Schienenrinne, um die es sich hier noch handeln könnte, für sich allein auf. Ob die Schienenrinne schon hier mit in der Anlage enthalten, läßt sich nicht entscheiden.

Zweites Stadium. Drei Verdickungen des Epithels, die hinterste aus 2 Teilen bestehend, deren vorderer schmäler ist als der hintere und näher der Mittellinie liegt. Die Ganglien weisen die Verdickungen dem 11., 12. und 13. Segmente zu; es sind also von hinten nach vorn: die Stachelscheiden mit der dazwischen liegenden Schienenrinne, die Stechborsten und die Geschlechtsanlage. Alle drei Anlagen auf einem Querschnitte noch sehr un-

entwickelt (auf einem nur wenig früheren Stadium, wo auch alle 3 Anlagen vertreten sind, zeigen sich die Stachelscheiden und die Schienenrinnen überhaupt noch nicht deutlich von einander differenziert). Die Stachelscheiden noch nicht frei am Unterleibe, die Schienenrinne nur auf 0,04 mm, die Stechborsten auch noch nicht frei, an der Geschlechtsanlage noch nicht einmal die beiden kleinen Bläschen (= untere Erweiterungen des Eileiters) zu sehen; ganz wenig später treten jedoch auch sie auf.

Drittes Stadium. Stachelscheiden auf eine kurze Strecke frei unter dem Unterleibe. Schienenrinnenhälften hinten frei, nach vorn mit dem Unterleibe verwachsen, hier eine geräumige, mehr tiefe als breite Rinne zwischen sich lassend, dorsalwärts von ihr im Innern des Körpers die erste Anlage der Giftblase, als ein rundes Lumen von etwas kleinerem Durchmesser als die Schienenrinne, rechts und links in 2 Röhren von etwas kleinerem Durchmesser als die Giftblase ausgehend; es sind dies diejenigen Teile der Drüsenschläuche, welche der Giftblase zunächst liegen; sie treten hier zum ersten Male auf. Die Giftblase liegt hier der Schienenrinne so nahe, daß die einander zugekehrten Wandungen der beiden Anlagen fast aneinander stoßen; 0,02 mm weiter nach vorn gehen die beiden Wandungen unmittelbar ineinander über, ohne daß jedoch auch die Schienenrinne und die Giftblase zunächst miteinander in Verbindung träten; dies geschieht erst abermals 0,02 mm weiter durch ein senkrecht absteigendes, ganz kurzes Stück, und zwar so, daß der Verbindungskanal zwischen Giftblase und Schienenrinne deutlich an seiner geringeren Weite als Kanal zu erkennen ist: die erste Anlage des Giftkanals. Weiter nach vorn von dem Punkte, wo diese Verbindung eingetreten ist, verflacht sich die Schienenrinne und nimmt seitlich von rechts und links oben kurz vor der Stelle, wo die Stechborsten an den Unterleib angewachsen sind, zwei freie Kanäle auf, die durch ein sich nach unten ansetzendes unpaares Zwischenstück in den Giftweg einmünden: erste Anlage der sog. Schmierdrüse. Die Fortsetzung der Schienenrinne nach vorn verflacht sich immer mehr, begleitet zu beiden Seiten von den angewachsenen Stechborsten; in diese flache Rinne münden schräg von oben rechts und links abermals 2 kleine Schläuche, auch hier in der Mitte zu einem kurzen unpaaren Stücke vereinigt: erste Anlage des Receptaculum seminis. Endlich verschwindet die Rinne völlig. Von diesem Punkte etwas weiter nach vorn zeigt das Epithel das Bestreben, sich von der Seite her unter dem Unterleibe zusammenzuwölben, so daß, wenn die

Wölbung sich völlig schlösse, eine breite, nach oben leicht konkave Querspalte zustande kommen würde. Auf diesem Stadium verbleibt es jedoch noch bei einer Art Rinnenbildung, indem die Mitte der Wölbung sich noch nicht ganz schließt.

Viertes Stadium. Während auf dem vorhergehenden Stadium der Giftkanal noch senkrecht absteigend in die Schienenrinne ausmündet, biegt er sich hier vor seiner Mündung in die Schienenrinne unter der Giftblase erst wieder ein Stück wagrecht nach hinten. Daher sieht man auf den Querschnitten dieses Stadiums an der entsprechenden Stelle im Innern des Körpers nicht, wie vorher, zwei Lumina senkrecht untereinander, nämlich mehr nach der Mitte des Körpers zu das Darmlumen und unter ihm das Lumen der Giftblase mit den beiden seitlichen Drüsenschläuchen, sondern drei Lumina: zu oberst das Darmlumen, darunter das Lumen der Giftblase und zu unterst das Lumen des Giftkanals. Die Scheide kommt hier zwar auf eine kurze Strecke zum völligen Verschlusse, aber die Scheidenspalte zieht sich, sowie dieser völlige Verschluß erfolgt, sofort zum querelliptischen Lumen des Eiergangs zusammen, der dann noch weiter nach vorn sich in die beiden Eileiter teilt. Ihre unteren Erweiterungen sind hier deutlich zu sehen.

Fünftes Stadium. Anstatt der 3 Lumina des vorigen Stadiums erblickt man hier 4 senkrecht untereinander: nämlich unter den 3 schon erwähnten das Lumen der sog. Schmierdrüse, erkennbar an der Stelle, wo es auftritt, und daran, daß es weiter nach vorn in 2 kurze freie Schläuche ausgeht. Die Scheide kommt hier auf eine längere Strecke, als vorher, zum völligen Verschlusse und zeigt infolgedessen auch auf eine längere Strecke die charakteristische Form der Querspalte; weiter nach vorn geht sie auch hier in den Eiergang über, in welchen von oben her das Receptaculum seminis einmündet.

Sechstes Stadium. Wie voriges, aber dem obersten der 3 Lumina eine Drüsenmasse aufsitzend, die dieses Lumen fast verdrängt: erste Anlage des Drüsenpolsters.

Siebentes Stadium. Das Tier äußerlich völlig entwickelt. Freie Schienenrinne verhältnismäßig viel kürzer als bei A., V. und M., sehr rasch sich nach vorn verbreiternd. An der Stelle, wo sie eben an den Unterleib angewachsen ist, wird sie unten verschlossen durch ein Stück, in welchem die Schmierdrüse ausmündet; rechts seitlich von der Schmierdrüse mündet in die Schienenrinne die Giftblase, deren Hals, der Giftkanal, sich nicht so deutlich

von der Blase absetzt, wie bei A., V. und M.; unter der Giftblase verläuft die Schmierdrüse, an ihrem vorderen Ende sich paarig gabelnd, unter dieser wieder die Scheide, die sich weiter vorn zum Eiergange verengt und endlich in die beiden Eileiter teilt. Der runden Giftblase sitzt in ihrer ganzen Länge eine Drüsenmasse auf, die an einzelnen Stellen undeutliche Anlagen von Schläuchen erkennen läßt, indem feine, bald kürzere, bald längere, vielfach gewundene Gänge zwischen der Drüsenmasse zu sehen sind, bald ein kreisrundes Lumen, je nachdem die Anlagen im Längs- oder Querschnitte getroffen sind. Die aufsitzende Drüsenmasse plattet die Kreisform des Durchschnittes der Giftblase parallel zu deren horizontalem Durchmesser etwas ab und erreicht bald einen etwas größeren Umfang, als die Giftblase selbst. Giftblase und Drüsenmasse zeigen sich von einer gemeinsamen zarten Hülle umgeben. An einer Stelle sieht man aus der Drüsenmasse einen freien Schlauch hervortreten.

Achtes Stadium. Ein weiteres Stadium des äußerlich völlig entwickelten Tieres zeigt die Giftblase durch die aufliegende Drüsenmasse tief eingestülpt, so daß das ursprünglich kreisrunde Lumen der Giftblase nunmehr zu einem schmal mondsichelförmigen geworden ist (konkave Seite der Sichelfigur nach oben). Die aufsitzende Drüsenmasse hat annähernd Kreisform; an ihrem hintern Ende gehen von ihr zwei freie Schläuche aus, die aber hier noch ohne deutliches Lumen sind. Die Schläuche der Drüsenmasse sitzen an demjenigen Ende derselben, welches der Giftblase unmittelbar aufliegt. Die übrigen Verhältnisse wie beim vorigen Stadium.

Neuntes Stadium. Auf einem noch weiter vorgerückten Stadium des äußerlich völlig entwickelten Tieres löst sich die aufliegende Drüsenmasse deutlich in Drüsenschläuche auf, deren Verlauf man aber im einzelnen nicht verfolgen kann. Auch hier die freien Drüsenschläuche deutlich am scheinbaren hinteren Ende der Drüsenmasse. Dieses Stadium zeigt auch, wie an der tiefsten Stelle der oberen Wand der Giftblase sich dieselbe unmittelbar in einen Drüsenschlauch fortsetzt.

Zehntes Stadium. Das Tier äußerlich ebenfalls scheinbar völlig entwickelt, mit Anfängen der Chitinisierung. Die Drüsenschläuche zeigen sich über der Giftblase zu einem zierlichen Polster geordnet. Die Schläuche sind sehr deutlich konturiert, was auf Chitinisierung der Kanäle schließen läßt. Die Giftblase wird auch hier mondsichelförmig von oben eingestülpt. Die Drüsen-

schläuche zeigen sich meist im Querschnitt; da, wo das Polster am besten ausgebildet ist, zeigen sich in den unteren zwei Dritteln der Höhe des ganzen Polsters fast sämtliche Schläuche im Querschnitt getroffen, ein Beweis, wie schön parallel zu einander sie hier angeordnet sein müssen; im oberen Drittel zeigen sie auch kurze Längsschnitte. Die obere Wand der Giftblase geht auch hier genau an dem Punkte, wo sie am tiefsten eingestülpt ist, und näher dem Vorder- als dem Hinterende direkt in einen Drüsenschlauch über, und zwar ist der Drüsenschlauch an dieser Stelle etwas erweitert. Die lakunenartige Erweiterung des Drüsenschlauches, verbunden mit Schlängelung desselben, ist auf eine ziemliche Strecke ins Innere des Drüsenpolsters zu verfolgen. Da unzweifelhaft nur eine einzige Mündung eines Drüsenschlauches in die Giftblase zu sehen ist, so darf angenommen werden, daß alle Durchschnitte einem einzigen ungeheuer langen Schlauche angehören, der sich eben über der Giftblase zu dem zierlichen Polster angeordnet hat. Der Schlauch besitzt an einzelnen Stellen seines Verlaufes seitliche Abzweigungen und geht an demjenigen Ende, welches dem Hinterleibe näher liegt, in zwei freie Schläuche über. Dieses scheinbare Hinterende des Schlauches ist aber eigentlich sein Vorderende; denn als sein wirkliches Hinterende ist diejenige Stelle der Giftblase anzusehen, an der sie sich zum Giftschlauche verengt. Es ist dies, wie wir vorhin gesehen haben, von der eingestülpten Oberseite der Giftblase der tiefste Punkt. Das Polster hat, von oben gesehen, annähernd elliptische Gestalt; sein Querschnitt wechselt sehr, bald ist derselbe bikonvex, bald konkav-konvex, je nachdem sich die obere Seite der Giftblase nach unten oder nach oben wölbt. Die Bikonvexität des Polsters scheint demjenigen Zustande, wo das Polster konkav-konvex ist, voranzugehen; wenigstens schließt sie sich unmittelbar an die Verhältnisse an, welche das Polster auf dem vorhergehenden Stadium zeigt. Im Längsschnitte ist es immer konkav-konvex; denkt man sich auf Grund der Durchschnitte in den 3 Hauptrichtungen des Körpers das Polster körperlich dargestellt, so erhält man ein kahnförmiges, jedoch ziemlich flaches Gebilde mit bald dünnerem, bald dickerem, hier nach oben gerichtetem Boden. Im übrigen ist am Giftapparat noch folgendes zu sehen: Die Stachelscheiden sind sehr geräumig, verhältnismäßig kurz, innen hohl; sie stehen frei am Unterleibe hervor und verwachsen nach vorn unter sich und mit dem Unterleibe. Unmittelbar nach vorn von dieser Stelle tritt die Schienen-

rinne auf. Sie weicht von der der andern untersuchten Hymenopteren sehr wesentlich ab; es fehlt ihr nicht der Kolben, also die plötzliche und gegen den Hinterteil der Schienenrinne sich mehr (A., V.) oder weniger (M.) charakteristisch absetzende Erweiterung des Vorderteils, sondern vielmehr der Stachelteil der Schienenrinne; denn der Vorderteil der Schienenrinne ist auch hier weiter, als der Hinterteil, aber er verjüngt sich nach hinten ganz gleichmäßig, und sein Hinterende macht auch nicht den Eindruck einer schlanken Spitze, was daher kommt, daß die Verjüngung sehr schnell stattfindet. Die Rinne ist an ihrem Hinterende flach, vertieft sich aber rasch, doch verhältnismäßig lange nicht so sehr, als bei A., V. und M., weil sie sich nicht so stark seitlich zusammenzieht. Auch an der tiefsten Stelle erreicht der Durchschnitt ihrer Wölbung noch nicht die Form des Halbkreises, während bei A., V. und M. infolge der seitlichen starken Kompression der Höhlung dieselbe weit über den Halbkreis vertieft und gleichzeitig verschmälert erscheint. Die beiden Wandungen der Schienenrinne, die in ihrem obersten Teile bei A., V. und M. einander sehr genähert sind, stehen bei F. überall gleichweit voneinander ab. Nach vorn zu schließt sich auch bei F. die Rinne von unten durch ein Stück, in welchem das Hinterende (die Mündung) der sog. Schmierdrüse verläuft, die hier immer unterhalb des Giftkanals bleibt, während sie bei A., V. und M., wo allerdings ihr Hinterende auch unterhalb des Giftkanals mündet, sich in ihrem vorderen Teile neben demselben verlagert zeigt. Nach der Seite verwächst die Schienenrinne an ihrem Vorderende mit demjenigen Teil des Unterleibes, in welchen sich die Stachelscheiden jederseits nach vorn fortsetzen, also mit den oblongen Platten, indem jedoch zunächst zwischen der untern Wand des Unterleibes und der obern der hohlen Schienenrinne ein auf dem Querschnitte sichelförmiger, querliegender, mit der Konkavität nach unten gerichteter, ganz in das Innere des Körpers, wenn auch unmittelbar über die Schienenrinne, verlegter und nur durch eine Epithelwucherung mit dem allgemeinen Körperepithel zusammenhängender Spalt bleibt, die Anlage des Gabelbeins, hier in manchen Exemplaren ganz ohne unpaaren Ast, in andern mit ganz schwacher, als kleiner rundlicher Aufsatz auf den obersten Teil des sichelförmigen Lumens erscheinender Andeutung eines solchen. Bei dem chitinisierten Tiere findet sich an dieser Stelle ein auch von Dewitz (l. c. S. 538) erwähntes rundliches Stück, welches sicherlich das

Gabelbein — und zwar dessen medianer Teil — ist, nicht bloß „vielleicht“, wie D. sich ausdrückt; denn es hat:

1) genau dieselbe Gestalt (noch auf unserm Stadium) wie diejenige Anlage, aus der bei den andern untersuchten Hymenopteren das Gabelbein auch hervorgeht (Fig. 15 *a—d*);

2) genau dieselbe Lage: über der Schienenrinne, an der Stelle, wo der Giftkanal („Hals der Giftblase“ bei Dewitz) in sie einmündet, durch eine Epithelwucherung mit dem Unterleib zusammenhängend;

3) genau dasselbe histologische Verhalten, wie bei A., V. und M. [1]).

Der Giftkanal ist hier unverhältnismäßig kurz und sein Lumen im Durchmesser von dem der Giftblase nicht so deutlich verschieden, wie bei A., V. und M., vielmehr ganz unvermerkt in die Giftblase übergehend; auch ist sein Verlauf von hier nach vorn nicht erst wagrecht, dann senkrecht, sondern er steigt gleichmäßig schräg empor, und auch die Giftblase hält in ihrer Erstreckung nach hinten diese Richtung ein, so daß der Darm, welcher auf ihrem Wege liegt, nach der linken Seite ausweichen muß. So rückt die Giftblase mit dem ihr aufliegenden, schon vorhin beschriebenen Drüsenpolster gegen die dorsale Wand des Hinterleibes empor bis unmittelbar unter das Herz. Die Stechborsten, hier nicht, wie bei A., V. und M., bis ganz hinten reichend, liegen an ihrem Hinterende nicht so dicht nebeneinander, wie bei den erwähnten Hymenopteren; sie sind auch an ihrem hintern Ende nicht spitz, sondern ein wenig dicker, als nach vorn zu, und endigen abgerundet; nach vorn zu treten sie ganz allmählich immer weiter auseinander, so allmählich, daß sie dabei immer gerade bleiben, nicht aber, wie bei A., V. und M., in ihrem vordersten Teile sich plötzlich stärker von einander entfernen, als ihr bisheriger Verlauf erwarten ließ; auch biegen sie sich nicht plötzlich stärker auf, sondern steigen im Körper ganz allmählich und gleichmäßig empor. Auch hier verwachsen sie an ihrem Vorderende mit dem Unterleibe und erscheinen hier ganz an die Seiten der unten am Hinterleibe fast in seiner ganzen Breite hinziehenden Scheidenspalte gerückt.

Da die Verwachsung der Stachelscheiden mit dem Unterleibe

---

1) Wenn in der Arbeit von Dewitz S. 538 zu lesen steht, es liege *n* unter der Stachelrinne, so ist das ein Druckfehler; denn im letzten Satze derselben Seite ist das Verhältnis ganz richtig beschrieben.

schon hinter der Stelle beginnt, wo die Schienenrinne hinten endigt, so zeigen sich auf keinem Querschnitte des Giftapparates von F. zu gleicher Zeit die charakteristischen 5 Stücke, welche sonst bei allen untersuchten Hymenopteren der Giftapparat auf eine ziemliche Strecke aufweist: in der Medianlinie frei unter dem Unterleibe die Schienenrinne, rechts und links neben ihr die freien Stachelscheiden, unter ihr die freien Stechborsten (Fig. 9 *a—d*).

Nicht einmal die freien Stachelscheiden und die freien Stechborsten zeigen sich gleichzeitig auf demselben Schnitte, sondern da, wo das Hinterende der Stechborsten im Schnitte getroffen wird, beginnen bereits die Vorderenden der freien Stachelscheiden seitlich unter sich zu verwachsen, so daß ein in dieser Gegend geführter Schnitt unter dem Darme zunächst anstatt zweier freien Stachelscheiden ein in der Medianlinie mit den einander zunächst liegenden symmetrischen Punkten ihrer Kontur oben verwachsendes, aber gegen den Unterleib noch freies Paar von Stachelscheiden und unter ihnen entsprechend die beiden freien Stachelborsten sehen läßt.

Elftes Stadium. Völlig entwickeltes chitinisiertes Tier. Auch hier ist auf die Darstellungen von KRAEPELIN (l. c.) und DEWITZ (l. c.), sowie auf FOREL's Arbeit über den Giftapparat und die Analdrüsen der Ameisen zu verweisen. Zur Darstellung der Muskulatur, wie sie DEWITZ giebt, ist folgendes hinzuzusetzen: Der Muskel *i* ist nicht an dem kleinen Chitinstücke des Gabelbeins inseriert, sondern nur ganz in dessen Nähe, aber an der rechten und linken Seite des Giftblasenhalses, von da mit einer Neigung von 30—35° schräg nach unten gehend zur hinteren Seite des Winkels, hier sich unter einem sehr spitzen Winkel gabelnd. Der schwache Muskel *k* verläuft ziemlich wagrecht, nur wenig nach unten geneigt und etwas von vorn nach hinten von der Stelle, wo bei den übrigen untersuchten Hymenopteren sich der unpaare Ast des Gabelbeines findet, nach dem vorderen Ende der konkaven Seite der oblongen Platte, in der Nähe des Winkels; er ist das Analogon zu der Abzweigung des fünften Muskels bei A. und V. und zu dem entsprechenden Muskel bei M. Der kräftige Muskel *l* verläuft von der Stelle, wo die sog. Schmierdrüse unter dem Giftkanal ausmündet, zugleich an der untern Wand des Giftkanals und an der oberen Wand der sog. Schmierdrüse sich inserierend, beiderseits nach der Segmenthaut der Bauchseite herab, ungefähr ebenso gegen die Horizontale geneigt, wie Winkel *i*.

Zwei Muskeln hat DEWITZ übersehen: der eine verläuft ziem-

lich vertikal von der Stelle, wo Winkel und quadratische Platte aneinander stoßen, zum Rückensegmente empor und entspricht dem ersten Winkel, der bei A. erwähnt wurde.

Der andere verläuft vom hintern oberen Rande der quadratischen Platte zur Verbindungsmembran derselben mit der letzten Rückenschiene annähernd parallel zur Medianlinie und entspricht dem achten der bei A. aufgezählten Winkel.

Über Innervation und Tracheen vermag ich wenigstens die wichtige Thatsache mitzuteilen, daß hier die 3 letzten Bauchganglien in eins verwachsen sind, während bei A., V. und M. die Verwachsung sich bloß auf die zwei letzten erstreckt.

Zur Histologie der Giftdrüse ist auch hier die Arbeit von Forel zu vergleichen; die Histologie der Chitinteile des Stachels weicht von den bei A. geschilderten Verhältnissen nicht ab.

Indem ich mich nunmehr zu einer Vergleichung meiner Untersuchungsergebnisse mit denen von Kraepelin und Dewitz wende, bemerke ich zuvor, daß man gut thut, sich durch das Bild, welches bei der Zergliederung des völlig chitinisierten Tieres sich darbietet, nicht verwirren zu lassen. Der Grundplan des Giftapparates, kurz vor der völligen Chitinisierung noch deutlich erkennbar, besonders auf Schnittserien, wird durch die mit der vollständigen Chitinisierung eintretende Verwachsung ursprünglich getrennter Teile, sowie durch das Unterbleiben der Chitinisierung an Stellen, wo nach dem Aussehen der Embryonallage eine größere Ausdehnung des Chitinisierungsvorganges zu erwarten gewesen wäre (cf. Gabelbein), ziemlich stark verwischt und entstellt.

1) Dewitz (l. c. S. 551—553) hat darin recht gegen Kraepelin, daß das Chitinstück Fig. 2 *m* seiner Abbildungen dem vorletzten Segmente angehört, nicht dem letzten; übrigens aber kennt auch Kr. den richtigen Sachverhalt, wenigstens bei A., denn er sagt S. 322 seiner Arbeit, daß das letzte Segment der Larve an der Bildung des Stachels unbeteiligt [1]) sei, sondern mit seinem Bauch- und Rückenteile zur Umschließung des Enddarmes diene.

2) Die quadratische Platte hat eine fast stabförmige Gestalt allerdings, wie D. hervorhebt, nur, wenn man sie von oben betrachtet; welche Gestalt ihr von der Seite gesehen zukommt, geht aus unserer Abbildung des Stachels von F. (Fig. 10) hervor.

3) Das Chitinstück Fig 2 *f* bei Dewitz ist das Hinterende der oblongen Platte, nicht der obere Rand der Stachelscheiden,

1) d. h. nicht beteiligt.

wie Dewitz will. Die Stachelscheiden sind vielmehr diejenigen beiden Stücke, welche Kr. für die Ausmündung der Giftblase und rudimentäre Rinne hält; auf Querschnitten sieht man das mit besonderer Deutlichkeit.

4) Wenn Kr. wirklich annähme, daß die Stechborsten dem Körper ihrer ganzen Länge nach angewachsen wären, so hätte er allerdings nicht recht; sie liegen vielmehr ihrer ganzen Länge nach frei im Körper, und nur ihr Vorderende ist mit dem vordern untern Ende des Winkels verwachsen; auch das ist an Querschnitten gar nicht mißzudeuten; und es ist auf diesen Beweis aus Schnittserien deshalb besonderer Wert zu legen, weil sie die Teile in der ursprünglichen Lage zeigen, während auch bei der sorgfältigsten Isolierung derselben durch Präparation mancherlei zerreißen, sich verzerren und verschieben kann. Aber ich kann überhaupt nicht finden, daß Kr. das wirklich „anzunehmen scheint", was ihm D. imputieren will.

5) Der Stiel der oblongen Platte endet, wie D. gegen Kr. richtig hervorhebt, in der That nicht keulenförmig, sondern in gleicher Breite, wie derjenige Teil der oblongen Platte, dessen Fortsetzung er bildet, aber umgebogen.

6) Die Zeichnung bei Dewitz Taf. XXVI, Fig. 13 (F.) ist falsch; der dort mit *o* bezeichnete Rand gehört nicht der quadratischen Platte an, wie eine Vergleichung mit Querschnitten aus derselben Region der übrigen untersuchten Hymenopteren beweist, sondern dem Stücke *m* (dem mit der Trachee). Diese falsche Auffassung von Dewitz ist auch Schuld daran, daß er die quadratische Platte, gegenüber der Feststellung Kraepelin's, dem 12. Segmente zuweisen will, welchem eben die Platte *m* angehört. Die quadratische Platte gehört vielmehr dem 13. Segmente an; denn oblonge und quadratische Platte sind ursprünglich eine einzige Anlage, und diese Anlage gehört sicher dem 13. Segmente an.

7) Gegen Dewitz: Die Stechborsten liegen nicht der Rinne a u f, „wie beim Bienenstachel", sondern, gerade „wie beim Bienenstachel" und bei den Stacheln der andern untersuchten Hymenopteren, u n t e r der Rinne.

8) Die Giftdrüse soll nach Dewitz bei F. zweiteilig angelegt und erst durch spätere Verwachsung unpaarig werden. Ich bemerke demgegenüber, daß ich das nicht habe finden können, und daß auch bei den übrigen untersuchten Hymenopteren kein homologes Verhältnis aufzufinden war. Für A. insbesondere erwähnt weder Kraepelin noch Uljanin etwas Ähnliches. Nun

ist aber bei der großen Übereinstimmung, welche der Grundplan des Giftapparates bei A., V., M. und F. zeigt und der späterhin (S. 94—95) noch ausführlicher erläutert werden soll, nicht anzunehmen, daß sich die Sache bei der einen dieser Familien anders verhalten werde, als bei den andern; es bleibt also nur die Alternative übrig, daß entweder die Giftdrüse bei allen diesen paarig oder daß sie bei allen gleich von Anfang an unpaarig angelegt werde. Daß sie bei allen paarig angelegt werde, ist aber nicht wahrscheinlich, da es wenigstens für A. weder von KRAEPELIN, noch von ULJANIN erwähnt wird; ebensowenig vermag ich es zu bestätigen; und auch für V., M. und F. muß ich es zunächst bezweifeln. Wenn nun aber auch die Duplizität der Anlage von den seitherigen Beobachtern — DEWITZ ausgenommen — übersehen sein sollte, weil sie vielleicht nur kurze Zeit hätte vorhanden sein und dann durch Verschmelzung verwischt werden können, so hätte doch wahrscheinlich die Verwachsungsnaht nicht übersehen werden können, die jedenfalls nicht gefehlt haben würde, wie denn eine solche in der That bei der auch aus zwei ursprünglich getrennten Teilen verwachsenen Schienenrinne in großer Deutlichkeit mehrere Stadien hindurch wahrzunehmen ist. Aber davon kann ich auch nicht die Spur entdecken, und zwar bei keinem der untersuchten Tiere und auf keinem der beobachteten Stadien. Somit kann als wahrscheinlich nur die Annahme bezeichnet werden, daß die Giftdrüse bei A., V., M. und F. gleich von Anfang an unparig angelegt wird. Damit ist aber nicht ausgeschlossen, daß nicht bei andern bis jetzt noch nicht daraufhin untersuchten Hymenopteren, die vielleicht ursprüngliche Verhältnisse aufweisen, nicht reduzierte, wie wir dies von F. annehmen müssen, eine ursprüngliche Duplizität in der Anlage der Giftdrüse sich möchte nachweisen lassen.

9) Die Rinne ist nicht, wie DEWITZ annimmt, auf ihrer ganzen Länge mit dem Körper verwachsen, sondern ihr hinterer Teil, also derjenige, welcher sicher dem 13. Segmente angehört und der eigentlichen Schienenrinne samt Kolben bei A. entspricht — ein Verhältnis, welches durch die Lage des Gabelbeins jederzeit identifizierbar ist — steht frei am Körper ab, allerdings nur auf eine Entfernung von 0,07 mm, aber dies auch bei allen daraufhin untersuchten Exemplaren. Erst von da ab nach vorn, also da, wo die Rinnenbögen sein müßten, tritt Verwachsung mit dem Körper ein. Da nun das Verhalten der Rinne zur Möglichkeit der Verwachsung mit dem Körper in den beiden Teilen der Rinne

(der eigentlichen Rinne und den Rinnenbögen = Rinnenschenkeln bei Dewitz) ein verschiedenes ist, so kann daraus auch nicht die entwickelungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit von Rinne und Rinnenschenkeln gefolgert werden, wie Dewitz dies thut. Diese Thatsache, daß die Schienenrinne auch bei F. im hintern Teile ihres Verlaufes frei vom Unterleibe absteht, kann freilich bei der Zergliederung des Tieres mit Nadel und Messer leicht übersehen werden, nicht aber bei der Zerlegung in Schnittserien.

10) Daß die Stachelscheiden bei F., wie Dewitz behauptet, einen Hohlkegel bilden sollen, beruht auf einer ganz ungenauen Vorstellung; man vergleiche dazu die Fig. 11 *a* und *b* unserer Abbildungen.

Zuletzt gehe ich zu einer Kritik der von Dewitz aufgestellten Behauptung über, daß der Formicidenstachel kein verkümmertes Organ sei, sondern ein auf der niedrigsten Stufe der Entwickelung stehen gebliebenes, aus dem der ausgebildete Stachel hervorging, so daß wir es hier nicht mit einem Rückschritte, sondern mit einem primitiven Organe zu thun hätten — eine Auffassung, die Lubbock bekanntlich bestreitet. Und damit versuche ich zugleich, die Frage zu beantworten, um derentwillen diese ganze Untersuchung angestellt wurde.

Zuvor aber wird es nötig sein, sich auf diejenigen Ergebnisse der soeben abgeschlossenen Einzeluntersuchungen zu besinnen, welche für die Beurteilung des Sachverhaltes eine sichere Grundlage darzubieten geeignet sind.

Angelegt wird die Anlage bei allen untersuchten Tieren übereinstimmend zu einer Zeit, wo die typisch segmentierte, 14 Segmente zählende Larve noch am Beginne des Larvenlebens steht. Sie zeigt zu dieser Zeit einen schlanken geraden Vorderdarm, einen sehr voluminös entwickelten, bauchigen Mitteldarm und einen schlanken gewundenen (nur bei den Vespiden als Fleischfressern geraden) Enddarm, der aber noch nicht mit dem Mitteldarm in Verbindung getreten ist, sondern dessen vorderes Ende sich zunächst nur saugnapfartig an das Hinterende des Mitteldarmes angelegt hat. Eine Mundspeicheldrüse ist vorhanden. Muskulatur, Tracheen, Nerven sind typisch segmental; die beiden letzten Ganglien (das 12. und 13.) sind verschmolzen. Die 3 Fußpaare am 2., 3. und 4. Segmente) sind angelegt. Malpighi'sche Gefäße fehlen

noch, erscheinen aber sehr bald danach. Für die Biene ließ sich die Entwickelung des Giftapparates als zwischen dem 3. und 6. Tage des Larvenlebens beginnend bestimmen; für V., M. und F. ist eine solche Zeitangabe nicht mit Bestimmtheit zu machen; doch liefert Anhaltspunkte dafür die Größe der Larve, bei welcher die Anlage zuerst auftritt, verglichen mit der Größe des erwachsenen Tieres und mit der bei der betr. Art beobachteten Entwickelungsdauer.

Der Ort, an welchem der Giftapparat angelegt wird, ist übereinstimmend das 12. und 13. Segment.

Übereinstimmend tritt zuerst an jeder dieser beiden Stellen eine noch nicht in zwei symmetrische Hälften zerfallene Verdickung des Epithels auf. Kurz darauf zerlegt sich die Anlage im 12., wie im 13. Segmente in zwei symmetrische Hälften. Am 13. Segmente werden nun zeitlich nacheinander angelegt: 1) Die Stachelscheiden mit den oblongen Platten. 2) Die Schienenrinne (Kolben und Rinne). 3) Die quadratischen Platten. 4) Der Rinnenwulst. Am 12. Segmente werden ebenso angelegt: 1) Die geraden Teile der Stechborsten. 2) Die Giftblase. 3) Die sog. Schmierdrüse. 4) Der Giftkanal und gleichzeitig der Drüsenschlauch. 5) Die Bögen der Schienenrinne und gleichzeitig die Schenkel der Stechborsten. 6) Das Gabelbein. 7) Der Winkel.

Die gegenseitige Lage der einzelnen Teile des Giftapparates ist übereinstimmend bei allen untersuchten Tieren folgende: Am weitesten nach hinten reichen — wenigstens in der Zeit der Embryonalentwickelung — die Stachelscheiden. Fast ebenso weit reichen die Schienenrinne und die Stechborsten. Zwischen den Stachelscheiden und deren Fortsetzung nach vorn, den oblongen Platten, liegt die Schienenrinne. Nach außen von den oblongen Platten liegen die quadratischen Platten. Die Schienenrinne wird ursprünglich in 2 Hälften angelegt, die später von hinten nach vorn verwachsen. Das aus der Verwachsung entstandene Gebilde geht aus breitem Grunde (vorderer Teil) verschmälert nach hinten und steht in seiner ganzen Länge frei vom Körper ab. An die Schienenrinne setzen sich nach vorn die Schienenrinnenbögen, an die Stechborsten ebenso nach vorn die Stechborstenschenkel an. Über dem vordersten Teile der Schienenrinne liegt das Gabelbein, an der Stelle, wo in die Schienenrinne der Giftkanal einmündet. Nach vorn von der Schienenrinne liegt zunächst der Ausführungsgang der Giftblase = Giftkanal, nach vorn von diesem die Giftblase selbst, nach vorn von ihr wieder liegen die Drüsenschläuche.

Steht somit nach dem Vorhergehenden fest, daß der Giftapparat bei A., V., M. und F. nach demselben Grundplane aufgebaut ist, so steht doch andererseits ebenso fest, daß er beim erwachsenen Tiere von Formica erhebliche Abweichungen aufweist gegenüber dem Verhalten, das er bei den drei andern Tieren zeigt (Fig. 18 *a*—*d*) [1]).

Diese Abweichungen bestehen, wenn zunächst die Chitinteile in Betracht gezogen werden, in folgendem:

1) im Fehlen des eigentlichen Stachels, d. h. des hinteren, bei A., V. und M. mehr oder weniger deutlich vom vordern Teile (dem Kolben) abgesetzten Teiles der Schienenrinne;

2) in einer eigentümlichen Umbildung der Stechborsten, die sich darin zeigt, daß dieselben hinten nicht zugespitzt und mit rückwärts gerichteten Sägezähnen versehen, sondern abgerundet und stark verbreitert sind, daß sie ferner keine Hemmblätter tragen, daß sie endlich nicht deutlich aus einem geraden und einem gekrümmten Teile bestehen, die Stechborstenschenkel also, wenn überhaupt vorhanden, nicht ohne weiteres als solche zu erkennen sind;

3) in der Verwachsung der Stechborsten mit dem Winkel;

4) in einer Verkürzung der Stachelscheiden;

5) in einer starken Umbildung des Gabelbeins;

6) in der Verwachsung der Rinnenbögen mit der oblongen Platte;

7) im Fehlen des Rinnenwulstes.

Wird sodann die Muskulatur in Betracht genommen, so kann mit Dewitz gesagt werden, daß diejenigen Muskeln, welche bei A., V. und M. den Stachel zu regieren haben, bei Formica wenig ausgebildet sind, während dagegen diejenigen, welche den Ausfluß des Giftes bewirken und regulieren, sich viel kräftiger ausgebildet zeigen, als bei den übrigen untersuchten Tieren. Auch bei der Innervation ist eine Umbildung vor sich gegangen, wie

---

1) Zu Fig. 18 *d*: Durch ein Mifsverständnis des Lithographen — der übrigens sonst sehr gewissenhaft gearbeitet hat — ist diese Figur an einer Stelle nicht der Natur entsprechend ausgefallen. In dem Drüsenpolster liegen nämlich die Windungen des Drüsenschlauches weit dichter über einander, als es die Figur zeigt. Eine Vergleichung mit Fig. 17 *f*, dem Querschnitt des oberen Teils von 18 *d*, ergiebt dies sofort; auch ziehen sich im mikroskopischen Bilde diese einzelnen Windungen im wesentlichen immer gleich über die ganze Länge der Giftblase hinweg.

sich aus der Verschmelzung der 3 letzten Bauchganglien zu einem (Fig. 18 *d*) deutlich ergiebt. Es war das ohnehin zu vermuten, da sie sich nach dem Verhältnisse der Muskulatur richtet.

Es fragt sich nun nur, ob diese Abweichungen auf primitive oder auf reduzierte (= rudimentäre) Verhältnisse hinweisen.

An die Beurteilung dieser Frage kann vom allgemein zoologischen oder vom speziell embryologischen Standpunkte aus herangetreten werden.

Stellt man sich auf den Standpunkt der allgemein zoologischen Erwägungen, so wird gewiß gesagt werden dürfen, daß der Besitz eines Stachels bei den Hymenopteren eine höhere Stufe der Organisation anzeigt, als das Fehlen dieses Stachels, und daß auch innerhalb derjenigen Formen, welche übereinstimmend einen Stachel besitzen, diejenigen als die höher entwickelten angesehen werden müssen, bei denen dieser Stachel besser ausgebildet ist, als bei den andern.

Die Bedeutung des Stachels ist eine doppelte:

1) Dient der Stachel als Waffe.

2) Spielt er eine sehr wesentliche Rolle bei der Ablage des Eies.

Die gewöhnliche Auffassung ist nun, daß seine Hauptaufgabe die sei, als Waffe zu dienen, indessen ist zu vermuten, daß seine ursprüngliche Bestimmung ihn vielmehr direkt zum Geschlechtsleben des Tieres und also zur Erhaltung der Art in Beziehung setzen sollte, und daß erst die Verteidigung der Brut ihn zu einem Wehrstachel umschuf, daß also der Wehrstachel erst aus dem Legestachel oder Legebohrer entstanden ist, eine Auffassung, die vom morphologischen Standpunkte gar keine Schwierigkeiten hat, seitdem nachgewiesen ist, daß zwischen Legestachel und Wehrstachel eine ganze Reihe von Übergängen existieren. Man vergleiche dazu die Darstellung, welche KRAEPELIN von diesen Verhältnissen giebt.

Was zunächst die Bedeutung des Stachels als Waffe anbetrifft, so ist zu bedenken, daß diejenigen Tiere, welche einen Stachel besitzen und durch denselben feindliche Angriffe auf die Brut abwehren können, wie A., V., M., im Vorteile sind vor solchen, welche zur Abwehr, wie F., die Kiefern gebrauchen müssen. Denn während A., V. und M. mit einem und demselben Instrumente zugleich die Verwundung und auch die Vergiftung des Feindes besorgen, braucht dazu F. zwei verschiedene Instrumente, die Kiefern und die Giftdrüse; dort ist mit der Verwundung auch

zugleich die Vergiftung absolut gesichert, hier durchaus nicht; denn während dort jedes Tröpfchen Gift — wie das von KRAEPELIN richtig hervorgehoben ist — sicher an den Ort seiner Bestimmung gelangt und — wenigstens bei A. — vermöge der früher geschilderten Verengung der Schienenrinne an der Stelle, wo der Giftweg aus dem Kolben in den eigentlichen Stachel eintritt, das Gift auch in die Umgebung der Wunde mit großer Gewalt hineingepreßt wird, bleibt es bei F. mehr oder weniger dem Zufall überlassen, wie viel von dem aus dem umgebogenen Hinterleibe ausgespritzten Gifte in die Wunde gelangt. Einmal nämlich kann F., während dem Ausspritzen des Giftes noch mit Beißen beschäftigt, nicht sehen, wohin sie zu zielen hat, und auch wenn sie das sehen könnte, so würde naturgemäß — selbst völlige Sicherheit des Tieres im Zielen vorausgesetzt — von dem Streukegel des Giftstoffes nur der geringste Teil die durch die Kiefern verursachte winzige Wunde treffen können, ja der Fall ist nicht ausgeschlossen, daß überhaupt keiner der ausgespritzten Gifttropfen die Wunde trifft. Um dieser Möglichkeit zu begegnen, ist das Tier zu einer im Verhältnis zu A., V. und M. kolossalen Produktion von Giftstoff gezwungen — und auch dann noch bleibt die beabsichtigte Wirkung zweifelhaft. Betrachtet man daher die Produktion von Gift bei F. bloß unter dem Gesichtspunkte, daß es zur Vergiftung von Wunden dienen soll, so wird man die Giftdrüse von F. gegenüber der von A., V. und M. nicht als eine sehr ökonomische Einrichtung und jedenfalls ihr Vorhandensein nicht als einen fortgeschrittenen Zustand bezeichnen können. Etwas anders wäre es, wenn sich nachweisen ließe, daß die Produktion von Gift auch noch eine andere Bedeutung für das Tier hätte — ein Nachweis, zu dem uns jedoch vorläufig noch jeder Anhaltepunkt fehlt.

Seine wahre Bedeutung gewinnt der Stachel als Waffe aber erst dann, wenn das Tier, welches ihn gebrauchen soll, gleichzeitig Flügel besitzt, die es befähigen, jederzeit schnelle und gerade durch ihre Schnelligkeit den Feind in Schrecken setzende Offensivstöße auszuführen. Während F. und M. den Ort, wohin sie den Angriff richten wollen, nur laufend erreichen können, sind A. und V., die im Fluge den Feind aufsuchen, durch die Raschheit ihrer Bewegungen viel leichter imstande, sich denjenigen Punkt auszusuchen, wo sich Verwundung und Vergiftung des Feindes am raschesten und erfolgreichsten bewirken lassen. Es ist also der Stachel der Hymenopteren in hervorragendem Sinne als ein Schutzorgan anzusehen, und es nimmt ihm nichts von

seiner Bedeutung, wenn wir sehen, daß bei A. und V. das verwundende Tier — infolge des Vorhandenseins von Widerhaken am Stachel — seinen Angriff gewöhnlich mit dem Tode zu büßen hat. Denn die augenblickliche Abschreckung des Feindes ist mit dessen Verwundung doch erreicht und damit, wenn auch das Individium darüber zu Grunde geht, jedenfalls soviel, daß der Angreifer sich für die Zukunft hütet, gegen Tiere dieser Art wieder Feindseligkeiten anzufangen. Ist also der Stachel der Hymenopteren ein Schutzorgan auch nicht für das einzelne Tier, so ist er es doch für die Art und ihren Bestand, eine Schlußfolgerung, die auch noch dadurch nahe gelegt wird, daß man den Stachel hier lediglich beim weiblichen Geschlechte (sowohl bei den vollkommenen als bei den verkümmerten Weibchen) ausgebildet findet, dem in seinen vollkommenen Vertretern die Produktion neuer Wesen derselben Art zugleich mit dem Schutze und der Pflege der Brut, in seinen verkümmerten Vertretern aber wenigstens die letztere Aufgabe zufällt. Wo es gilt, die Brut zu verteidigen, da eilen immer neue Verteidiger herbei, wenn sich die Abschreckung des Feindes durch einen Verteidiger als nicht ausreichend erwiesen hat. Aus diesem Gesichtspunkte wird auch die Thatsache zu begreifen sein, daß die Weibchen von F. die Flügel erst verlieren, nachdem der Begattungsflug stattgefunden hat, während der Verlust der Flügel bei den Arbeitern von F. schon am Ende des Larvenlebens vor sich geht; denn — wie Dewitz nachgewiesen hat — besitzen die Larven der Arbeiter ganz normale Flügelanlagen, während der erwachsenen Arbeiterin die Flügel völlig fehlen. Die Arbeiterinnen von A. und V. dagegen behalten bekanntlich die Flügel zeitlebens. Jedenfalls ist also auch die Beflügelung ursprünglich zu demselben Zwecke entstanden, dem auch der Stachel sein Dasein verdankt: zunächst direkt bei Fortpflanzung der Art mitzuwirken, indem sie den Begattungsflug möglich machte; natürlich aber muß es später, bei allmählicher Vervollkommung des Stachelapparates, für das Tier von großem Vorteil gewesen sein, gleichzeitig Flügel zu besitzen. Demgemäß gehen nunmehr nach der Begattung die Flügel verloren bei denjenigen Familien, welche keinen Stachel mehr besitzen, für die es also, bei einer sich durchweg an der Erde, jedenfalls nicht in der Luft abspielenden Beschäftigung, nutzlos sei würde, nach vollzogener Begattung noch Flügel zu besitzen; bei denjenigen Tieren aber, für welche eine Begattung überhaupt nicht in Betracht kommt (Arbeiterinnen von A., F., V.) gelangen auch die Flügel nicht zur

Ausbildung, wenn diese Tiere nicht zugleich einen Stachelapparat besitzen; darum ist die stachellose Arbeiterin von F. auch flügellos, die stacheltragende Arbeiterin von A. und V. auch flügeltragend. Eine eigentümliche Zwischenstellung nimmt in dieser Beziehung Myrmica ein; sie ist im Arbeiterinnenstande, obgleich stacheltragend, doch flügellos, vielleicht weil für das Tier der Stachel bei seiner Kleinheit — und weil er ohnehin schon auf dem Wege der Rückbildung sich befindet — als Waffe überhaupt nicht mehr die Bedeutung hat als bei der weit größern A. und V.; aber angelegt werden die Flügel im Larvenzustande auch bei ihr.

Sodann aber steht der Stachel, wie schon erwähnt wurde, zur Sicherung des Fortpflanzungsgeschäftes, also zur Erhaltung der Art, auch noch dadurch in Beziehung, daß er bei der Ablage des Eies mitzuwirken hat. Erst wo ein Stachel vorhanden, da ist auch die Ablegung des Eies in eine besondere Zelle möglich. Ein Tier ohne Stachel könnte mit dem bloßen Hinterleibe gar nicht auf den Boden der Zelle hinabreichen, um dort das Ei abzulegen. Wo aber das Ei in einer besonderen Zelle untergebracht wird und dann das Tier während der ganzen Zeit seines embryonalen Lebens in eben dieser Zelle bleiben kann, ist das für die Erhaltung der Art gewiß vorteilhaft, schon deshalb, weil dann der zarte Embryo den mit einer freien Lebensweise verbundenen Gefahren und Bedrohungen mehr oder weniger entzogen ist; denn die Umfriedigung des Embryo durch eine besondere Zelle stellt gegen manche feindliche Angriffe schon einen nicht zu verachtenden Schutz dar; so wird z. B. gewissen Tieren, die eine frei lebende Larve ohne weiteres angreifen würden, dies bei den Embryonen von A. und V. einfach dadurch unmöglich gemacht, daß sie vermöge ihrer Körperbeschaffenheit gar nicht in die Wohnung des Embryo gelangen können; und noch manche andere Fälle sind denkbar, wenn auch der Schutz, den nach dieser Richtung die Zelle gewährt, sich nicht in allen Fällen ausreichend erweisen sollte, wie z. B. die Vernichtung der Bieneneier durch die Larve des Käfers Sitaris beweist. Zu unterschätzen ist dieser Schutz unter Umständen keineswegs. Aber auch aus andern Gründen ist die Unterbringung des Embryo in einer Zelle, die er bis zum Momente seiner völligen Reife nicht wieder zu verlassen braucht, für die Art vorteilhaft. Braucht nämlich das Tier nicht von einem Orte zum andern transportiert zu werden, wie das bei den Ameisen geschieht, wenn sie ihre Brut der Feuchtigkeit oder der Kälte u. s. w. entziehen wollen, so ist es einmal den beim

Transport ihm drohenden Fährlichkeiten nicht ausgesetzt (Verletzungen und dergl.), dann aber bedeutet das für die Kolonie eine sehr wesentliche Ersparnis an Arbeitskräften — der Volksreichtum der Ameisen an Arbeitern ist ja eben eine Folge des Mangels besonderer Zellen für die heranwachsende Brut —; diese Arbeitskräfte aber werden nunmehr für andere Zwecke frei, vor allem auch für eine bessere Ernährung der Brut da, wo die Brut regelmäßig gefüttert werden muß. Wo aber die Brut nicht regelmäßig gefüttert zu werden braucht, sondern ihre Nahrung gleich mit in die Zelle bekommt, da werden erst recht für andere Zwecke des tierischen Haushaltes Kräfte frei.

Eine bessere Brutpflege wird aber weiter auch dadurch ermöglicht, daß jeder Embryo von dem andern isoliert ist und jeder in seiner Zelle dieselbe Lage einnimmt, was beim Füttern, wo dieses stattfindet, die Uebersicht erleichtert und ohne Zweifel auch durch die außerordentliche Gleichförmigkeit der von dem fütternden Tiere beim Füttern auszuführenden Bewegungen und die sich infolgedessen sehr bald einstellende Uebung die Arbeit sehr vereinfacht. Endlich ist dem Gedeihen der in den Zellen befindlichen Brut auch der Umstand förderlich, daß der Instinkt der Pflegerinnen auf verschiedene Weise für eine gleichmäßige Temperatur des Brutraumes sorgt. Nicht nur dadurch, daß die erwachsenen Pflegerinnen mit ihren Leibern die Zellen bedecken, sondern auch die Anlage des Brutraumes wird derart getroffen, daß eine zu starke Erwärmung, wie eine zu starke Abkühlung desselben jedenfalls ausgeschlossen bleibt. Daher werden für die Zellen als Baumaterial schlechte Wärmeleiter verwandt, und die Zelltafeln selbst werden entweder an geschützten Stellen untergebracht wie bei A., die in wildem Zustande gern in hohle Bäume baut, oder, wo die Zelltafeln im Freien aufgehängt werden sollen wie bei gewissen Arten von V., da erhalten sie wenigstens eine Umhüllung von demselben Material, aus welchem auch die Waben bestehen. Diese Umhüllung wiederholt sich konzentrisch um den Wabenbau so oft, bis der Zweck erreicht ist, den lebenden Inhalt der Zellen von den Schwankungen der äußeren Temperatur unabhängig zu machen; um diesen Zweck noch sicherer zu erreichen, werden zwischen je 2 Umhüllungen kleine Abstände gelassen (von $^1/_2$ cm und darunter), so daß das ganze Nest abwechselnd von Lagen schlecht leitenden Materials und Luftschichten gebildet wird (oft 8 Lagen übereinander) — ein Prinzip, das ja bekanntlich auch beim Bau von Häusern Anwendung findet, um die Wohnlichkeit des Innern zu erhöhen.

Betrachtet man das System von Maßregeln, die sich bei diesen Tieren für das Gedeihen der Brut getroffen finden:

die verhältnismäßige Sicherung vor feindlichen Angriffen,
die Möglichkeit reichlicher Ernährung und
die Erhaltung einer gleichmäßigen Brütetemperatur

unbefangen, so wird sogar nicht verkannt werden können, daß hier eine Ähnlichkeit vorliegt mit denjenigen Einrichtungen, die für das Gedeihen der Brut bei Tieren mit einer im Innern des mütterlichen Körpers vor sich gehenden Embryonalentwickelung getroffen sind.

Jedenfalls ergiebt sich durch unsere Betrachtung so viel, daß die Unterbringung der Brut in gesonderten Zellen eine bessere Erziehung der jungen Tiere ermöglicht, und auch von diesem Gesichtspunkte aus wird also in dem Besitze eines Stachels, der eine Ablage des Eies in die Zelle erst möglich macht, eine höhere Stufe der Organisation erblickt werden müssen.

Gehe ich nun zu einer Würdigung der embryologischen Thatsachen über, die mich veranlassen, die mit einem Stachel versehenen Hymenopteren auf eine höhere Stufe der Organisation zu stellen als die stachellosen, so wäre gemäß dem Standpunkte, den ich eingangs meiner Arbeit eingenommen habe, nachzuweisen, daß in der That auf früheren Stufen der individuellen Entwickelung bei denjenigen Tieren, welche keinen Stachel besitzen, wenigstens Andeutungen einer vollkommeneren Organisation des ganzen Apparates sich vorfinden, als die entwickelten Tiere sie zeigen.

Dieser Nachweis ist sehr einfach.

Wir haben festgestellt, daß der Giftapparat bei A., V., M. und F. nach demselben Grundplan aufgebaut ist:

die wesentlichen Teile sind überall dieselben,
ihre räumliche Anordnung ist dieselbe,
ihre Beziehung zur Körperoberfläche ebenso,
ihre zeitliche Aufeinanderfolge in der individuellen Entwickelung ebenfalls.

Wenn nun aus dieser selben Anlage auf der einen Seite sich der Giftapparat von A., V. und M. entwickeln konnte, auf der andern Seite beim erwachsenen Tiere von F. der von diesen Apparaten so abweichende, und wenn weiter die Organisation des Giftapparates bei A., V. und M. als die vollkommenere bezeichnet werden muß, so wird man nicht anders sagen können, als daß der Giftapparat von F. eine reduzierte (rudimentäre) Form darstelle.

Zu demselben Schlusse aber gelangt man auch durch Apagoge.

Wäre nämlich der Giftapparat von F. kein reduziertes, sondern ein primitives Organ, so müßten sich, da ein gleicher Grundplan für den Giftapparat sämtlich untersuchter Tiere unbedingt angenommen werden muß, bei den übrigen untersuchten Hymenopteren auf früheren Stadien Anlagen finden, die dem ausgebildeten Zustande des Apparates, wie er sich bei F. findet, ganz ähnlich wären. Daran ist nun aber gar nicht zu denken, wie sich aus der Entwickelungsgeschichte des Giftapparates bei A., V., M. und F. ganz unzweifelhaft ergiebt, und so bleibt auch von dieser Seite kein anderer Schluß übrig als der, daß F. jedenfalls keine primitiven Verhältnisse darbieten könne.

Eine vergleichende Betrachtung der einzelnen Teile des Apparates bei den vier der Untersuchung unterworfenen Tieren kommt zu demselben Resultate.

Die Schienenrinne zerfällt bei A., V. und M. in zwei, bei A. am deutlichsten, weniger charakteristisch, aber immer noch ganz unverkennbar auch bei V. und M. voneinander abgesetzte Teile, den vorderen Kolben- und den hinteren Stachelteil, bei F. dagegen ist lediglich der Kolben entwickelt, während der Stachel gänzlich fehlt. Auch dieser Kolbenteil ist, wie aus den Abbildungen (Fig. 12 *a*—*h*) hervorgeht, in seinen Dimensionen so abweichend von dem, was bei A., V. und M. als Kolben bezeichnet wird, daß man nur auf Grund der Entwickelungsgeschichte und einer Vergleichung ihrer Resultate sagen kann, es sei dies der Kolben und nichts anderes; vor allem nicht gleichzeitig der Stachel; denn nach dem Stadium, welches ich als das dritte bei F. bezeichnet habe, tritt der eigentliche Stachelteil der Schienenrinne nicht mehr auf; von da an wird er zurückgebildet. Bögen der Schienenrinne sind bei F. in dem Sinne wie bei A., V. und M. nicht vorhanden; zwar geht auch hier bei F. vom untern Ende des Kolbens jederseits nach vorn ein sehr feiner Chitinstreifen aus, der aber nicht bogenförmig, sondern geradlinig verläuft, wie der entsprechende Teil an den Stechborsten, auch nicht als ein besonderes Chitinstück erscheint, an das sich nach dem Rande der oblongen Platte zu eine Chitinlamelle ansetzte wie bei A., V. und M., sondern sich selbst unmerklich nach oben in eine freie Chitinhaut verbreitert, die ihrerseits an ihrem obern Rande ziemlich stark chitinisiert ist, viel stärker als an ihrem untern Rande. Dieser obere Rand ist etwas zurückgeschlagen und reicht über die ganze Breite des zwischen den oblongen Platten sich erstreckenden Raumes hinweg; sein vorderes, ganz spitz zulaufendes Ende findet

er an derjenigen Stelle des Unterrandes der oblongen Platte, wo von oben der Winkel mit ihr artikuliert. Etwas nach hinten von dieser Stelle ist deutlich zu sehen, wie der obere Rand der Chitinhaut mit der oblongen Platte verwächst, und von hier aus nach vorn ist dann die Verwachsung zwischen den verbreiterten Schienenrinnenbögen und der oblongen Platte sehr deutlich ausgesprochen. Der feine Chitinstreifen, der hier den Schienenrinnenbogen vertritt, trägt etwa in der Mitte seines Verlaufs vier parallel zu seinem Rande gestellte Chitinhaare, jedes in einem chitinisierten Ringwalle sitzend, wie ja auch die Schienenrinnenbögen bei A., V. und M. an der analogen Stelle solche Chitinhaare tragen, von denen freilich in den meisten Fällen nur die Umwallungen vorhanden sind, während die dazu gehörigen Haare fehlen, jedenfalls weil sie sehr spröde sind und leicht abbrechen.

Die Stechborsten gehen, wie schon erwähnt, vorn nicht spitz zu, wie bei A., V. und M. (Fig. 13 *a—d*), sondern sind hier verbreitert und an den Enden schräg abgestutzt, so daß Dewitz nicht unrecht hat, wenn er ihre Form mit der einer Pistole vergleicht; auch sie verlaufen, wie die Schienenrinnenbögen, geradlinig, sich nach vorn gleichmäßig immer weiter voneinander entfernend, jedenfalls nicht an ihrem Hinterende fast gleichsinnig und dann weiter nach vorn scharf nach außen und oben ausbiegend, wie es der Fall sein müßte, wenn sie beim Stechen sollten mitwirken können. Sie sind also nur im Sinne der Morphologie als Stechborsten zu bezeichnen, aber nicht im Sinne der Funktionslehre; schon der Umstand, daß sie an ihrem Hinterende sich verbreitern, würde sie zum Stechen völlig ungeeignet machen. Ihre normale Lage im Körper wäre jederseits unter dem entsprechenden Schienenrinnenbogen; da aber, wie wir vorhin gesehen haben, Schienenrinnenbogen und oblonge Platte dicht nebeneinander auf eine lange Strecke fast gleichsinnig verlaufen, so entsteht der Schein, als wenn sie unter der oblongen Platte verliefen. (Bei der Betrachtung von Fig. 10 hat man übrigens zu berücksichtigen, daß der ganze Stachelapparat von Formica hier in einer Ebene ausgebreitet erscheint, während er in Wirklichkeit mit seinen beiden Flügeln nach aufwärts steht; bei dieser Stellung des Apparates gewinnen denn auch die beiden Stechborsten ihre richtige Lage.) Die Stechborsten haben hier dieselbe Rinne wie bei A., V., M. (Fig. 9 *a—d*). Die Schienenrinne hat dieselben Leisten, die in diese Rinne hineinpassen; aber an ein Funktionieren dieser Vorrichtungen ist bei dem ganzen Bau des Apparates nicht zu denken,

weshalb mit Bestimmtheit anzunehmen ist, daß sie allmählich verkümmern werden. Und wenn sie nun wirklich in Funktion träten — was sollte es nützen, wenn mittels der Rinne die Stechborsten normal unter der Schienenrinne hin- und herglitten, da doch die Stechborsten zum Stechen ganz untauglich sind?

Das elastische Hemmblatt, das bei A. jede Stechborste hat, fehlt hier, wie bei V. und M., ebenso fehlen die nach rückwärts gerichteten Sägezähne, die bei A. und V. vorhanden sind, bei M. allerdings auch bereits fehlen; da bei den übrigen Abweichungen Reduktion vorausgesetzt werden darf, wird sie auch hier anzunehmen sein.

Sehr beachtenswert in bezug auf die Frage, ob der Stachel von F. reduzierte Verhältnisse aufweise, ist die Thatsache, daß jede Stechborste sich mit dem entsprechenden Winkel verwachsen zeigt, eine Erscheinung, der wir schon bei Myrmica begegneten. Auch bei A. und V. ist der Winkel mit der entsprechenden Stechborste bereits ungelenkig verbunden, aber doch wenigstens noch als ein besonderes Stück deutlich von der Stechborste abgesetzt, während bei M. und F. die Konturen der beiden verwachsenen Teile mehr allmählich ineinander übergehen (Fig. 13 *a*—*d*). Es ist übrigens wohl denkbar, daß, wenn es Hymenopteren gäbe, deren Stachel noch typischer entwickelt wäre als der von A., sich bei ihnen der Winkel wirklich gelenkend an die Stechborsten ansetzen könnte. Wo nun solche Verwachsung ungleichartiger Teile auftritt, wo also nicht mehr jeder Teil für sich funktionieren kann, da wird man immer einen Rückgang in der Funktionsfähigkeit des ganzen Apparates annehmen müssen; denn alle Erhöhung in der Leistungsfähigkeit des Organismus ist an weitere Differenzierung ungleichartiger Organe und somit an weitere Teilung der Arbeit, nicht aber an Verschmelzung solcher Organe geknüpft.

An den Stachelscheiden (Fig. 11 *a* u. *b*) ist eine wesentliche Umbildung, was ihre Form anbetrifft, nicht zu erkennen; nur der Umstand, daß sie nicht bloß relativ, sondern auch absolut kürzer sind als die Stachelscheiden der viel kleineren M. (jene 0,17 mm, diese 0,20 mm lang), weist darauf hin, daß sie jedenfalls für den Stachel, wie er bei F. vorausgesetzt werden müßte, nicht die normale Länge als Schutzscheiden haben würden. Das geht auch daraus hervor, daß sie da, wo das Hinterende der Stechborsten ist, bereits unter sich verwachsen sind; und 0,12 mm weiter nach vorn verwachsen sie auch mit dem Unterleibe.

Eine sehr wesentliche Reduktion gegenüber dem entsprechenden Chitinstücke bei A., V. und M. hat bei F. das Gabelbein erfahren (Fig. 14 *a—g*), das hier zu einem rundlichen, nur 0,032 mm großen Chitinstückchen zusammengeschrumpft ist; obgleich es aber nirgends mehr mit der Schienenrinne artikuliert, wie die Gabelbeine von A., V. und M., so läßt doch seine Lage im Körper, seine Entwickelungsgeschichte (Fig. 15 *a — d*) und sein histologisches Verhalten es gleichwohl mit Sicherheit als Gabelbein identifizieren.

Der Winkel ist, wie schon erwähnt, mit der Stechborste verwachsen, zeigt aber sonst normale Verhältnisse.

Stark umgebildet erscheint auch die oblonge Platte; zwar ihr Hinterende, die Stachelscheide, setzt sich auch hier deutlich vom vorderen Teile der Platte ab; während aber sonst dieser vordere Teil, wenigstens bei A. und V., deutlich in den Stiel und den eigentlichen Körper der Platte zerfällt, sind bei F. Stiel und Körper der Platte nicht mehr voneinander zu unterscheiden. Nach vorn verbreitert sich die oblonge Platte und schlägt sich dabei nach außen um, analog dem Verhalten, das sie auch bei A., V. und M. an ihrem Vorderende zeigt. Während sie aber noch bei A., V. und M. mit dem Schienenrinnenbogen artikuliert (Fig. 16 *a—d*), sind hier, wie schon erwähnt, Schienenrinnenbogen und oblonge Platte jederseits miteinander verwachsen und zwar in einem beträchtlichen Teile ihres Verlaufes, nicht, wie bei Stechborstenschenkel und Winkel, bloß an einer verhältnismäßig kleinen Stelle. Darin ist aber, analog wie bei der Verwachsung von Stechborstenschenkel und Winkel, ebenfalls eine Reduktion zu erblicken, und hier vielleicht in noch höheren Grade als dort.

Von dem Rinnenwulste, der bei A. sehr gut ausgebildet ist und in reduzierter Form auch noch bei V. vorkommt, ist hier beim erwachsenen Tiere keine Spur zu entdecken, ebensowenig wie bei M.; der Ort aber, wo er angelegt erscheint, ist auch hier unzweifelhaft identifizierbar (Fig. 15 *a—d*).

Die quadratische Platte bietet in Artikulation und Gestalt nichts erwähnenswertes.

Was endlich die Giftdrüse anbelangt, so scheint ja freilich die von F. mit ihrem enorm langen Drüsenschlauche und ihrer mächtigen Giftblase auf den ersten Blick viel vollkommener organisiert zu sein, als die von A., V. und M. (Fig. 18 *a—d*). Wenn man aber in Berücksichtigung zieht, daß von 2 Organen, welche denselben Zweck zu erfüllen haben, offenbar dasjenige das höher organisierte ist, das mit weniger Aufwand von Material den größeren

Effekt erreicht, so wird man der kleinen Giftdrüse mit entwickeltem Stachel den Vorzug geben müssen vor der großen Giftdrüse mit vollkommen funktionsunfähigem Stachel. Denn die Produktion von Giftstoff an sich ist es offenbar nicht, worauf es ankommt, sondern dessen möglichst wirksame Verwendung zum Schutze — wenn auch nicht des einzelnen Tieres, so doch jedenfalls der Art. Daß aber diese Verwendung in sparsamerer und wirksamerer Weise erfolgen kann bei Anwesenheit eines Stachels, als ohne diesen, das glaube ich vorher nachgewiesen zu haben. Somit hätten wir auch in der Ausbildung der Giftdrüse, wie sie bei F. vorliegt, eine Entfernung von dem ursprünglich nach einem andern — und zwar höherer Entwickelung hinstrebenden — Typus, also eine Rückbildung zu erkennen.

Es fragt sich nur, ob sich diese Auffassung auch mit den Thatsachen der Entwickelungsgeschichte vereinbaren läßt.

Die Entwickelungsgeschichte zeigt nun, wie aus den angestellten Einzeluntersuchungen hervorgeht, in bezug auf die Giftdrüse der untersuchten Arten folgende Verhältnisse: Beim erwachsenen Tiere von F. zeigt sich die Giftdrüse als ein deutliches, enorm entwickeltes Drüsenpolster, das der Giftblase flacher oder tiefer aufliegt. Das Drüsenpolster besteht aus einem einzigen, mit musterhaftester Ausnutzung des Raumes (Fig. 17 *f*) zierlich in sehr vielen Windungen hin- und hergelegten Schlauche von ganz unverhältnismäßiger Länge, der an seinem Vorderende in zwei freie Schläuche ausgeht (Fig. 17 *e*). Auch auf früheren Stadien zeigt sich bei F. dieses Drüsenpolster, aber selbst auf Stadien, welche dem des völlig entwickelten Tieres schon recht nahe stehen, bleibt die Länge des Drüsenschlauches nicht unwesentlich hinter derjenigen zurück, welche derselbe im völlig ausgebildeten Zustande zeigt, was auf Querschnitten dadurch deutlich zum Ausdruck kommt, daß die Durchschnitte des Drüsenschlauches nicht so zahlreich auftreten als auf dem letzten Stadium; und gleichzeitig zeigen sie sich auch weniger zierlich angeordnet (Fig. 17 *e*). Beim erwachsenen Tiere von M. zeigt sich das der Giftblase bei der erwachsenen F. aufliegende Drüsenpolster nicht mehr, es ist vielmehr entknäuelt und führt als ein gewundener Drüsenschlauch in der Weise, wie es Forel sehr gut beschrieben und abgebildet hat (s. seine Arbeit Taf. IV, Fig. 11 nnd 12.), aus dem Innern der Giftblase nach außen. Auf einem nur wenig früheren Stadium von M. (Fig. 17 *d*) zeigt sich dagegen auch hier ein Drüsenpolster, ebenfalls der Giftblase flacher oder tiefer aufsitzend, ebenfalls

aus einem einzigen Schlauche bestehend, der vorn sich gabelt; aber seine Windungen sind weder so zahlreich, noch auch so regelmäßig hin- und hergelegt wie bei F.; daher würde er, entknäuelt, auch bei weitem nicht die unverhältnismäßige Länge besitzen wie dort. Beim erwachsenen Tiere von V. zeigt sich, das Drüsenpolster vertretend, ein hohler Sack mit drüsigen Wandungen, ebenfalls entstanden dadurch, daß die Giftblase von außen durch eine Drüsenmasse eingestülpt worden ist, nur daß hier die Einstülpung sehr tief in die Giftblase hinabreicht; dieser Drüsensack, dessen Durchschnitt in Fig. 6 abgebildet ist, muß natürlich, wenn er eine Einstülpung darstellt, durch einen Kanal nach außen münden; dies ist nun in der That der Fall — und in diesem Kanale verlaufen zwei Drüsenschläuche ebenfalls nach außen, d. h. sie begeben sich aus der Giftblase heraus frei ins Innere des Körpers. Auf einem nur wenig früheren Stadium reicht dieser eingestülpte Sack nicht so tief in das Innere der Giftblase hinein, ist auch nicht hohl, sondern mit Drüsenzellen gefüllt (Fig. 17 *b*); auch auf diesem Stadium begeben sich aus dem Drüsensack heraus zwei an einzelnen Stellen ihres Verlaufes mehr oder weniger deutlich gewundene freie Schläuche nach außen (Fig. 17 *b* im Querschnitt).

Das erwachsene Tier von A. endlich zeigt weder das einstülpende Drüsenpolster, noch den daraus entstandenen entknäuelten Drüsenschlauch, der aus der Giftblase heraus nach außen führt, sondern hier setzt sich der Drüsenschlauch — der sich erst ziemlich nahe seinem Vorderende gabelt — einfach an das Vorderende der Giftblase an, eine Verjüngung desselben darstellend (Fig. 17 *a*), ohne daß von einer Einstülpung etwas zu bemerken wäre. Auch auf früheren Stadien von A. ist nirgend etwas weder von einem Drüsenpolster noch von einer Einstülpung der Giftblase zu sehen.

Vergleicht man nun das Verhalten der Giftdrüse mit dem des Stachels bei den untersuchten Tieren, so findet man, daß zwischen der Ausbildung der Giftdrüse und der Ausbildung des Stachels eine Korrelation stattfindet, derart, daß die Giftdrüse sich um so mehr vereinfacht, je komplizierter sich der Stachel gestaltet:

A. mit dem kompliziertesten Stachel hat die einfachste Giftdrüse — einen nur mäßig langen Drüsenschlauch, der sich erst kurz vor seinem Vorderende gabelt, kein Drüsenpolster, keinen Drüsensack, keine Einstülpung der Giftblase.

V. mit einem Stachel, der nicht ganz so hoch organisiert ist als der von A., hat einen schon etwas längeren Drüsenschlauch, der sich zudem nicht erst an seinem Vorderende, sondern schon

kurz vor seinem Austritte aus der Giftblase gabelt; es ist also hier die sezernierende Fläche gegenüber dem Verhalten bei A. vergrößert; aber der Drüsenschlauch zeigt im Innern der Giftblase keine Windungen.

M. mit einem Stachel, der wieder etwas weniger hoch organisiert ist als der von Vespa, hat ebenfalls einen gegabelten Drüsenschlauch, der aber schon innerhalb des Giftblase mannigfache Windungen macht; die sezernierende Fläche ist also auch hier gegenüber dem bei A. zu beobachtenden Verhalten vergrößert.

Endlich F. mit einem gänzlich reduzierten Stachel hat einen unmäßig langen Drüsenschlauch, zu einem Drüsenpolster geordnet, welches der Giftblase aufliegt; hier ist die Vergrößerung der sezernierenden Fläche am weitesten gediehen. Das Drüsenpolster und der dasselbe vertretende Drüsensack erscheint also bei den untersuchten Tieren als eine Art Reservematerial von Drüsenzellen für diejenigen Fälle, wo eine Verlängerung des Drüsenschlauchs sich notwendig macht. Soll ein Tier entstehen, wie A., mit hochorganisiertem Stachel, welcher erlaubt, mit wenig Gift auszukommen, so ist ein solches Reservematerial nicht notwendig, und dasselbe wird dann, wie bei A., auch nicht einmal angelegt. Soll dagegen ein Tier entstehen, bei welchem die Wirkung des Stachels gar nicht mehr in Betracht kommt, wie F., so wird viel Reservematerial angelegt, damit dasselbe zu einer die Reduktion des Stachels kompensierenden Vergrößerung der sezernierenden Fläche benutzt werden kann. Zwischen diesen beiden Extremen liegen die Verhältnisse von V. und M. Jedoch ist der Abstand in der Organisation des Giftapparates zwischen A. und M. lange nicht so groß, als der zwischen M. und F. Die Entwickelungsgeschichte widerspricht also nicht dem, was wir früher (S. 101) aus allgemein zoologischen Erwägungen gefolgert haben.

Die Muskulatur erscheint unter dem Gesichtspunkte, daß sie bei den übrigen untersuchten Tieren vor allem dem Zwecke des Stechens dienen soll, stark rückgebildet, wie das schon Dewitz richtig bemerkt. Die starke Reduktion des Gabelbeins hat die bei den vollkommensten Aculeaten sich an dasselbe ansetzenden kräftigen Muskeln zum Verschwinden gebracht, mit Ausnahme des bei A. als Abzweigung des fünften Muskels erwähnten, der sich, wie bei M., so mit merkwürdiger Zähigkeit auch hier an dem unbedeutenden Reste des Gabelbeins erhält. Aber er ist hier allerdings zu einem sehr dürftigen Rudimente herabgesunken. Stark entwickelt sind dagegen diejenigen Muskeln, welche die Kontrak-

tion der Giftblase zu besorgen haben (die Muskeln *i* und *l* bei DEWITZ). Zu *i* vermag ich ein Analogon bei A., V. und M. nicht aufzufinden. Dagegen ist *l* auch bei A., V. und M. vertreten, nur entsprechend schwächer; am stärksten noch bei V., weil hier wegen der größeren Strecke, auf welcher der Giftkanal im Kolben verläuft, eine stärkere Befestigung des Giftkanals sich notwendig macht. Andeutungen eines Übergreifens dieses bei A. und V. lediglich auf den Giftkanal beschränkten Muskels finden sich schon bei M.

Bezüglich der Innervation betone ich nochmals, daß die Verschmelzung der drei letzten Bauchganglien zu einem — während bei A., V. und M. immer nur zwei verschmolzen sind — sehr bestimmt auf eine Reduktion des Apparates hindeutet.

Über die Zeit, seit welcher der Stachel von F. in Rückbildung begriffen sein mag, auf Grund der vorliegenden Untersuchung ein Urteil zu fällen, erscheint mir zu gewagt. Nur soviel läßt sich vielleicht sagen, daß sie hinter der geologischen Gegenwart nicht weit zurückliegen kann, da ja die Reduktion des Stachels in der individuellen Entwickelung von F., wie sich aus der Entwickelungsgeschichte ergiebt, nicht lange vor der Chitinisierung eintritt; denn der Moment, wo das Drüsenpolster von F., anstatt sich zu entknäueln, noch weitere Verschlingungen bildet, bezeichnet nach Analogie der bei den übrigen untersuchten Tieren beobachteten Verhältnisse ein Stadium, welches der Chitinisirung unmittelbar vorhergeht, da hier das Tier äußerlich schon völlig ausgebildet ist.

Welches nun die Veranlassung für die Rückbildung der Giftdrüse bei F. gewesen sein mag, ist gewiß, wie auch LUBBOCK hervorhebt, schwer zu sagen. Außer den von ihm angestellten Erwägungen, deren Gewicht ich anerkenne, ist vielleicht auch noch folgendes anzuführen: Jedenfalls muß man doch annehmen, daß die Umbildung des Stachels bei F. allmählich vor sich gegangen ist und daß es eine Zeit gegeben hat, wo der Stachel auch bei ihr noch in Wirksamkeit war. Denkt man sich nun, daß zufolge einer, bei der Variabilität des Organismus durchaus nicht unmöglichen, kleinen Abänderung im Bau des Stachelapparates — nehmen wir an, einer ganz geringen Verbreiterung der Stechborsten an ihrem Hinterende — der Stachel bei einer F. nicht so gut funktionierte, als es bei F. sonst Regel war, so wird das Tier instinktiv das Bedürfnis empfunden haben, durch vermehrte Produktion von Giftstoff die Unvollkommenheit in der Wirkung des Stachels auszugleichen, um so für den Schutz der Art denselben Erfolg zu

erreichen, wie die anderen Tiere ihn durch ihren völlig normalen Stachel erreichten. Eine vermehrte Produktion von Giftstoff hat aber eine größere Entwickelung der Drüsenschläuche zur Voraussetzung, und die Folge einer Vergrößerung des sezernierenden Apparates mußte wieder eine Verdrängung des unmittelbar über ihm liegenden Darmes sein, damit für die vergrößerte Giftdrüse Platz geschafft wurde. Damit aber war auch eine Verschiebung in der Hauptachse des Apparates gegeben. Während nämlich bei A., V. und M., wie aus Fig. 18 hervorgeht, der Stachel sich mehr in horizontaler Richtung bewegt, auf welche ursprünglich ja auch der ganze Mechanismus der Muskeln berechnet ist, mußte nunmehr beim Hinaufrücken der Giftblase und des ihr aufliegenden Drüsenschlauches nach der dorsalen Seite des Tieres zu die Hauptachse des Apparates gegen die Horizontale nach und nach immer steiler geneigt werden. Je mehr dies aber geschah, um so weniger konnte sich der bisherige, auf horizontale Aktion des Stachels berechnete Mechanismus der Muskeln für ein wirksames Hervortreiben des Stachels als zweckmäßig erweisen. Damit aber war eine Rückbildung — zunächst vielleicht nur der Muskulatur, später unausbleiblich aber auch der Chitinteile — eingeleitet. Dafür mußte das Tier nunmehr — da das Bedürfnis, die Brut zu schützen, als fortdauernd angenommen werden darf — durch direktes Ausspritzen des Giftes dieselbe Wirkung zu erreichen suchen, wie vorher durch Vergiftung mittels des Stachels; die Folge davon war eine stärkere Ausbildung derjenigen Muskeln, welche die Kontraktion der Giftblase und die Richtung des Giftkanals zu besorgen haben.

Wenn ich nun aber in der soeben beendeten Untersuchung auch zu dem Schlusse kommen mußte, daß die Giftdrüse bei F. ein reduziertes Organ darstelle, so bin ich doch weit entfernt, zu meinen, daß diese Reduktion eines einzelnen Organs auch eine Reduktion der Gesamtleistung des Tieres zur Folge haben müsse. Man weiß, daß die Ameisen ein hoch entwickeltes Gehirn besitzen, und LUBBOCK hat nachgewiesen, daß dieser physiologischen Unterlage auch die psychischen Leistungen dieser Tiere entsprechen. Offenbar hat F. bei ihrer freien Lebensweise Gelegenheit gefunden, sich den veränderten Verhältnissen anzupassen, welche ihr durch die Reduktion des Stachels aufgenötigt waren. Wie sehr F. sich solchen Existenzbedingungen anzupassen versteht, zeigt sie auch im Bau ihrer Wohnungen, worin sie jedenfalls mehr Scharfsinn entwickelt, als z. B. die Biene im Bau der ihrigen.

Erklärung der Abbildungen.

a After. *bs* Bauchsegment. *d* Darm. *drm* Drüsenmasse. *drp* Drüsenpolster. *drs* Drüsensack. *drsch* Drüsenschlauch. *g* Ganglion. *gbl* Giftblase. *gbn* Gabelbein. *gk* Giftkanal. *h* Herz. *hbl* Hemmblatt der Stechborste. *ho* Horn der Schienenrinne. *hy* Hypodermis. *k* Kolben. *km* Kommissur. *ku* Cuticula. *m* Muskel. *md* Mund. *mspdr* Mundspeicheldrüse. *n* Nerv. *ndr* Nebendrüse (sog. Schmierdrüse). *od* Ovidukt. *o.pl* Oblonge Platte. *ov* Eierstock. *q.pl* Quadratische Platte. *rs* Rückensegment. *r.s.* Receptaculum seminis. *rw* Rinnenwulst. *sch* Scheide. *o.schlg* Oberes Schlundganglion. *u.schlg* Unteres Schlundganglion. *schr* Schienenrinne. *schrb* Schienenrinnenbogen. *stb* Stechborste. *stbsch* Stechborstenschenkel. *stsch* Stachelscheide. *tr* Trachee. *trpl* Trachealplatte. *u* Uterus, Eiergang. *w* Winkel. *zsch* Zellschicht der Hypodermis.

Fig. 1 (S. 56). Hemmblatt der Stechborste von Apis mellifica ☿ Seitenansicht.

Fig. 2[a] (S. 59). Innervation des Stachels von A. m. ☿. Horizontalansicht.

Fig. 2[b] (S. 59). Mündung der Eileiter in den Uterus von A. m. ☿. Horizontalansicht.

Fig. 3 (S. 60). Sagittalschnitt durch die jüngste Larve von A. m. ♀.

Fig. 4 (S. 73). Giftblase von Vespa vulgaris.

Fig. 5 (S. 74). Muskulatur des Stachels von Vespa vulgaris; auf eine Querebene projiziert.

Fig. 6 (S. 74). Giftblase von Vespa vulgaris.

Fig. 7 (S. 76). Schematischer Horizontalschnitt durch den Stachel von Vespa vulgaris.

Fig. 8 (S. 81). Stachelapparat von Myrmica laevinodis, in einer Ebene. Von unten.

Fig. 9[a–d] (S. 89). Die fünf charakteristischen Stücke des Stachels bei Apis, Vespa, Myrmica und Formica.

Fig. 10 (S. 90). Stachelapparat von Formica rufa, in einer Ebene. Von oben.

Fig. 11[ab] (S. 93). Stachelscheiden von F. r. *a* Am Hinterende, *b* in der Mitte. (Vorderende s. Fig. 9[d].)

Fig. 12[a–h] (S. 102). Schienenrinnen von Apis, Vespa, Myrmica und Formica; horizontal und quer gesehen: *a* u. *b* Apis. *c* u. *d* Vespa. *e* u. *f* Myrmica. *g* u. *h* Formica.

Fig. 13[a–d] (S. 103). Stechborste und Winkel bei Apis, Vespa, Myrmica und Formica. Seitenansicht.

Fig. 14[a–c] (S. 105). Gabelbein bei Apis, Vespa, Myrmica und Formica. Vorder- und Seitenansicht.

Fig. 15[a–d] (S. 105). Anlage des Gabelbeins bei Apis, Vespa, Myrmica und Formica.

Fig. 16[a–d] (S. 105). Oberes Ende der Stechborstenschenkel, der Schienenrinnenbögen und der oblongen Platte bei A., V., M. und F. Seitenansicht.

Fig. 17[a–f] (S. 106 u. 107). Giftdrüse bei Apis (*a*), Vespa (*b* u. *c*), Myrmica (*d*), Formica (*e* u. *f*). Giftdrüse von Vespa im Sagittalschnitt.

Fig. 18[a–d] (S. 95 u. 110). Sagittalschnitt durch das Abdomen von Apis, Vespa, Myrmica und Formica.

Bemerkungen:

1. Alle Figuren, bei denen nicht ausdrücklich etwas anderes angegeben ist, stellen Querschnitte dar.

2. Die Figuren sind sämtlich, sofern nichts anderes angegeben, bei der Vergrösserung von $\frac{160}{1}$ sorgfältig nachgemessen und auf Grund der eingetragenen Mafse gezeichnet.

3. Fig. 17*f* ist mit Abbe's Camera lucida gezeichnet. Vergrösserung ebenfalls $\frac{160}{1}$.

4. Bei Fig. 12 $\left(\frac{80}{1}\right)$ ist *g* u. *h* gegenüber den anderen Figuren dieser Nummer zehnfach vergrössert,
bei Fig. 15 *c* u. *d* doppelt,
bei Fig. 17 *d* u. *e* ebenso.

Die Figuren 9, 17 u. 18 sollen blofs die gegenseitige Lage der abgebildeten Teile zur Anschauung bringen, daher darauf verzichtet worden ist, die einzelnen Figuren zu einander ins rechte Gröfsenverhältnis zu setzen.

Berichtigungen:

1. S. 27 Z. 3 von unten, Ende der Zeile: zwei Anführungszeichen anstatt eines.
2. S. 60 Z. 8 von unten, Ende der Zeile: 2., statt 2.'

Monographie der Acanthocephalen (Echinorhynchen).

Ihre Entwicklungsgeschichte, Histogenie und Anatomie nebst Beiträgen zur Systematik und Biologie.

Von

Dr. **Otto Hamann,**

Privatdozenten der Zoologie in Göttingen.

Erster Teil.

Hierzu Tafel V—XIV.

Einleitung.

Seit den epochemachenden Untersuchungen LEUCKART's, dem wir die Entdeckung der merkwürdigen Lebensweise der Echinorhynchen verdanken, sind diese Tiere entwicklungsgeschichtlich nicht weiter untersucht worden[1]). Der Gedanke, diese Tiergruppe monographisch zu bearbeiten, kam mir bei Gelegenheit eines Kollegs und Kurses über die Parasiten. Seit drei Jahren war ich bestrebt, teils durch Züchtungsversuche von einheimischen Formen, teils durch Sammeln von unbekannten oder neuen Arten die Entwickelung vom Ei an bis zum ausgebildeten Tier, die Entstehung der einzelnen Gewebe und Organe bis zu ihrer vollständigen Ausbildung zu erforschen. Es gelingt bei diesen Tieren, die Organe bis zur Zelle oder mehreren Zellen zurückzuverfolgen und ihr Werden Schritt für Schritt zu beobachten, wie es in dieser Weise bei keiner anderen Tiergruppe bekannt geworden ist.

1) Eine Ausnahme bildet eine kurze vorläufige Mitteilung (im Zool. Anz., Jahrg. 1887) von KAISER, der über die Entwicklung von Ech. gigas berichtet.

Da die Arbeit durch die reichliche Unterstützung mit Material, die ich von vielen Seiten erfuhr, mehr und mehr sich ausdehnt, so sehe ich mich gezwungen, sie in zwei Teilen, die rasch aufeinanderfolgen werden, zu veröffentlichen.

Dieser erste Teil umfaßt die Entwickelungsgeschichte einer Anzahl einheimischer Formen, ihre Histogenie, Organogenie und Anatomie. An diesen Abschnitt schließt sich ein allgemeiner Teil an, dem ein systematischer und biologischer Teil mit Beschreibung neuer sowie alter wenig bekannter Arten folgt.

Der zweite Teil bringt die Anatomie der bisher noch vollständig unbekannten großen geringelten Formen sowie die an den adriatischen Echinorhynchen gewonnenen Resultate.

Zu größtem Danke bin ich der Königl. preuß. Akademie der Wissenschaften in Berlin verpflichtet, die mir durch eine reiche Unterstützung es ermöglichte, meine Untersuchungen weiterzuführen. Gleichen Dank habe ich weiter auszusprechen Sr. Excellenz dem Herrn Minister Dr. Gautsch von Frankenthurn, der mir durch die Fürsprache von Herrn Hofrat Prof. Claus in Wien, dem ich meinen Dank auch hier versichere, einen Arbeitsplatz in der Zoologischen Station in Triest verlieh.

Für die große Freundlichkeit, mit der mir von Herrn Dr. von Marenzeller ein reiches Material aus dem Kais. Hofmuseum zu Wien zur Untersuchung und Vergleichung zur Verfügung gestellt wurde, spreche ich hier nochmals meinen Dank aus; sowie für manchen Ratschlag und Unterstützung mit Material, so unter anderem für die Überlassung der von Dr. Lutz gesammelten Art wiederhole ich Herrn Oberstabsarzt Dr. von Linstow meinen Dank.

Den größten Teil meines Materials konnte ich selbst konservieren. Am besten eignet sich die gesättigte Sublimatlösung, da sie die Tiere rasch tötet. Unmittelbar aus dem Darm der eben geschlachteten Ente oder eines Fisches entnommene Tiere sind meist abgeplattet. Sie quellen, in irgend welche Flüssigkeit gebracht, sofort auf, indem ihre Leibeshöhle durch Osmose sich prall anfüllt. Solche Würmer kann man bei raschem Übergießen mit Sublimat in vollständig ausgestrecktem Zustande erhalten. Ebenso vertragen sie ein sofortiges Übergießen mit Alkohol, dem einige Tropfen einer Platinchloridlösung zugefügt wurden. Will man aber Schnittserien durch einen bestimmten Körperteil tadellos erhalten, so muß man die Würmer in einzelne Stücke zerschneiden, so daß die Flüssigkeit sofort rasch alle Gewebe erreichen kann.

Säfftigen empfiehlt zur Konservierung 0,1 % Osmiumsäure. Sie gab ihm die besten Resultate für histologische Zwecke. Ich kann sie erst nach dem Sublimat, das ich in verschiedenen Modifikationen, mit Essigsäure u. s. w. vermischt, gebrauchte, je nach dem Organ, das ich zur Untersuchung besonders konserviert wünschte, empfehlen. Besonders ist das Sublimat für die Larven in ihren jüngsten Stadien ausgezeichnet in seiner Wirkung. Nur muß man es nur wenige, etwa 2—3 Minuten einwirken lassen und dem Alkohol die eigentliche Härtung überlassen.

Gute Resultate für die Furchungsstadien lieferte außer der Osmiumsäure Flemming's Gemisch sowie $\frac{1}{3}$ % Platinchloridlösung mit nachheriger Färbung von Anilinfarben.

Alle übrigen angewandten Konservierungsmethoden wie auch Chromsäure leisteten wenig, da die Tiere in ihr zu wenig rasch getötet werden. Als Mazerationsmittel habe ich zuletzt fast ausschließlich Drittelalkohol verwendet, der für die Isolierung der Ganglienzellen sehr gute Dienste leistet.

Spezieller Teil.

Die Acanthocephalen, mit der einzigen Gattung Echinorhynchus, werden im System gewöhnlich zu den Nemathelminthen als 2. Ordnung gestellt, indem man ihnen hauptsächlich auf Grund ihres schlauchförmigen drehrunden Leibes diesen Platz im System anweist. Die kleineren Formen zeigen auf ihrer Oberfläche eine Querrunzelung, während die großen fußlangen Formen vollständig geringelt sind. Wie ich im zweiten Teil dieser Monographie zeigen werde, ist diese Querringelung nicht nur rein äußerlich, sondern sie tritt immer an denselben Stellen auf und ist das Lakunensystem in der Haut den Abschnitten entsprechend gegliedert. Im Leben zeigen die großen Arten einen plattgedrückten Leib, der durch die Ringelung an Tänien erinnert. Es ist die Ringelung somit nicht erst, wie es bei vielen kleinen Arten geschieht, durch äußere Reize hervorgebracht.

Der schlauchförmige Körper setzt sich vorn in einen Hals, der auch fehlen kann, und Rüssel fort, der mit Haken besetzt ist. Diese Haken sind bei den einzelnen Arten verschieden gebaut. Meist kommen einer Art mindestens zwei Hakenformen zu, auf die man bisher noch wenig geachtet hat; so besitzt Ech. pro-

teus drei Typen von Haken, die immer in bestimmten Reihen vorkommen, indem wieder im Umkreis einer Reihe stets die Hakenzahl dieselbe ist. Solange man nicht auf diese Verhältnisse achtet, und solange nicht genügende Beschreibungen und Abbildungen sowohl der Hakenformen wie ihrer Anzahl im Umkreis einer Reihe vorliegen, ist es teilweise unmöglich, nach den alten Diagnosen Bestimmungen vorzunehmen.

Der Rüssel kann in das Innere des Leibes, der eine geräumige Leibeshöhle umschließt, zurückgezogen werden, doch ragt er dann nicht direkt in sie, sondern wird von einem blind endenden Sacke, der aus doppelten Muskelwandungen sich aufbaut, umschlossen. Diese Rüsselscheide setzt sich an an der Grenze zwischen Rüssel und Körper, oder Hals und Körper. In der Rüsselscheide liegen Muskelfasern, die in der Innenseite der Wandung des Rüsselendes inserieren und sich andererseits in der Tiefe der Rüsselscheide anheften. Die Rüsselscheide selbst kann durch zwei Retraktoren, die die Leibeshöhle durchziehen und sich an der Körperwand befestigen, zurückgezogen worden. Zu den Seiten der Rüsselscheide liegen die beiden Lemnisken, eigenartige, mit Lakunen durchzogene Organe, die Fortsetzungen der Körperwand sind. Ihre Lakunen stehen durch eine Ringlakune in der Haut, an der Basis des Rüssels, in Verbindung, wie SCHNEIDER entdeckte, und kommunizieren mit dem Lakunensystem in Hals und Rüssel, während das Lakunensystem des übrigen Körpers, das aus zwei lateralen Längslakunen und diese verbindenden teils ringförmigen, teils der Länge nach verlaufenden Lakunen sich zusammensetzt, nicht in Verbindung mit der Ringlakune steht.

In der Tiefe der Rüsselscheide liegt die zuerst von SIEBOLD mit Sicherheit als Ganglion erkannte Zellmasse, während bei den männlichen Tieren noch ein paariges Ganglion nach HENLE's Entdeckung (Ech. nodulosus) im hinteren Körperende hinzukommt.

Vom Gehirnganglion in der Rüsselscheide gehen Nervenzüge aus in den Rüssel, während zwei Nervenzüge die Scheide durchsetzen und, von Muskelzellen umhüllt, die Leibeshöhle durchziehen und in der Körperwand inserieren, indem einzelne Fasern sich nach dem vorderen, andere nach dem hinteren Körperende wenden. Als Sinnesorgane sind möglicherweise die Papillen in der Bursa beim männlichen Tier aufzufassen.

Die Körperwand setzt sich aus der Haut und dem aus Ring- und innerer Längsmuskelschicht bestehenden Hautmuskelschlauch

zusammen. Die Geschlechtsorgane mit ihren Ausführgängen liegen in der Leibeshöhle und werden durch das Ligamentum suspensorium, das am hinteren Ende der Rüsselscheide entspringt, in ihrer Lage erhalten. Beim Männchen treffen wir die paarigen Hoden und sechs sog. Kittdrüsen, Penis und hervorstülpbare Bursa am hinteren Körperende.

Die Weibchen haben nur in früher Entwickelungsperiode paarige Ovarien, die alsbald in einzelne Zellballen, die Eiballen, zerfallen, die innerhalb des Ligamentes wie der Leibeshöhle flottieren. Die reifen Eier nimmt ein glockenförmiger Muskelapparat auf und befördert sie durch zwei Eileiter, Uterus und Scheide durch eine Öffnung am hinteren Körperende nach außen.

Die Entwickelung mit ihrem Wirtswechsel ist vornehmlich durch LEUCKART's Untersuchungen, denen sich die von GREEFF anschließen, bekannt geworden. Aus den Eiern entsteht ein Embryo mit Stachelbesatz am vorderen Ende, der durch die Scheide das Muttertier verläßt und mit den Faeces ins Wasser gelangt. Hier gelangen die Embryonen beispielsweise in einen Krebs, werden in dessen Darm von ihren Eihüllen frei, durchbrechen die Darmwand und kommen in seiner Leibeshöhle zur Reife, indem sie sich weiter entwickeln. Wird nun der Krebs von einem Fisch oder Vogel gefressen, so werden die reifen Larven in seinem Darm frei und entwickeln sich zu den geschlechtsreifen Tieren, die stets getrennt-geschlechtlich sind.

ERSTES KAPITEL.

Entwickelungsgeschichte.

I. Abschnitt.

Die Reifung und Furchung der Eier von Echinorhynchus acus, haeruca und polymorphus.

Von allen von mir untersuchten Arten eignet sich Ech. acus am besten zur Untersuchung der Furchungsvorgänge, da das Ei ein sehr großes Keimbläschen besitzt und demgemäß auch die Kerne der ersten Furchungszellen sehr große sind. Um die Bildung der ersten Furchungsspindeln zu untersuchen, ist aber vollkommen frisches Material nötig, welches soeben aus frisch getötetem Dorsch entnommen werden muß. Da ich an Tieren, welche

dem versendeten, seit längerer Zeit toten Fisch entnommen wurden, nicht ans Ziel kam, so unternahm ich eine Reise an die Ostsee und fand hier in kurzem die gewünschten Resultate. Die Weibchen dieser Form zeichnen sich wie die Männchen oft durch die orange gefärbten Lemnisken aus. Bei anderen Tieren war die Farbe wie die der Tiere weißlich-gelblich. In einigen Dorschen fand ich die Würmer sämtlich orange gefärbt. Doch ist dies eine seltene Erscheinung.

Die Eiballen. Neben den in allen Stadien der Furchung in der Leibeshöhle flottierenden Eiern liegen die Eiballen von eiförmiger Gestalt. Ihre Länge schwankt zwischen 0,2 und 0,1 mm. Ein solcher Eiballen ist in Fig. 2 auf Taf. V abgebildet. Die einzelnen Eier werden nebst den Keimzellen durch eine Hülle zusammengehalten, während jedes Ei von einer Hülle umgeben ist. Wenn die einzelnen Eizellen den Ballen verlassen haben, sieht dieser wie aus großen Blasen gebildet aus, da die einzelnen Hüllen zurückgeblieben sind. Im Centrum solcher Eiballen lagern dann wohl auch noch einzelne Keimzellen.

Fig. 2 läßt erkennen, daß die Mitte des Eiballens eingenommen wird von polygonal aneinander abgeplatteten Zellen, den Keimzellen, deren kugliger Kern mit einem kleinen Kernkörperchen hervortritt. Fetttröpfchen zeichnen sich in der Zellsubstanz durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen aus. Peripher lagern die reifenden Eizellen, welche anfänglich kuglig gestaltet sind, wie Fig. 3, Taf. V, zeigt.

Das Keimbläschen, welches den mächtig gewachsenen Kern der Keimzelle darstellt, zeigt stets einen Keimfleck; ein sehr zartes Kerngerüst ist an den frischen mit Essig-Osmiumsäure behandelten Zellen zu finden. Die Länge einer Eizelle beträgt 0,05 mm, die des Keimbläschens 0,01 mm. Fetttropfen erfüllen die Zellsubstanz der Eizelle in der Weise, wie es die Figur zeigt.

Die Gestaltveränderung der Eizelle ist in Fig. 4 bis 6 auf Taf. V geschildert. Die Zelle geht, indem sie sich streckt, aus der kugligen Gestalt über in die spindlige, wie das bei allen Arten der Fall ist.

Die weiteren Veränderungen im Bau der reifenden Eizelle betreffen jetzt das Keimbläschen.

Die Richtungskörper. Es gelang mir, Richtungskörper zuerst bei dieser Art nachzuweisen. Dieselben werden gebildet, während die Eizelle noch im Eiballen verweilt und die Spindelform angenommen hat. Das Keimbläschen, welches bisher in der

Mitte der Eizelle lag, kommt jetzt dem einen Pole näher zu liegen, und indem es an Deutlichkeit verschwindet, tritt an seiner Stelle eine Spindel auf, wie Fig. 2, 6 und 8 zeigen. Die Fetttröpfchen sind jetzt meist am entgegengesetzten Pole gelagert.

Nach Zusatz von wenig Essigsäure-Osmiumgemisch [1]) tritt die Spindel sehr deutlich hervor. Die achromatische Figur habe ich selten in solcher Deutlichkeit beobachtet, während andererseits die chromatische Substanz schwer zu erkennen ist. Ich zählte in jeder Spindelhälfte durchschnittlich acht Fäden.

Nachdem sich zwei Richtungskörperchen in Gestalt zweier sich stark färbender unregelmäßiger, 0,002 mm großer Körper an dem einen Pol gebildet haben und der Eizelle außen eng anliegen, wie die Figuren 9, 11, 12 zeigen, ist an Stelle des Keimbläschens und seines Keimfleckes ein immerhin noch 0,01 mm großer Eikern getreten, welcher ein deutliches Netzwerk im Zellsaft erkennen läßt, während der Keimfleck fehlt. Fig. 7 zeigt eine solche Eizelle lebend mit wenig Zusatz von Osmium-Essigsäure. Die Eihülle oder Membran liegt fast eng der Zelle an. Zwischen ihr und letzterer liegen die Richtungskörper.

Es fragt sich nun, wann die Befruchtung geschieht. Bei den ungemeinen Schwierigkeiten, mit welchen hier die Beobachtung zu kämpfen hat, ist es wohl entschuldbar, wenn ich keine Angaben hierüber machen kann. Spermazellen traf ich in mehreren Fällen in der Leibeshöhle der Weibchen an. Sie lagen oft dichtgedrängt um die Eiballen, und es ist sicher, daß das Eindringen derselben bei unserer Art durch die Membran der Eiballen in die Eizelle hinein stattfindet, da während der 2 und 4 Teilungsstadien die Eier noch im Eiballen bleiben. Figuren wie 9 und 11 dürften nach der Befruchtung zu deuten sein, indem der Furchungskern sich zur Teilung anschickt.

Fig. 11 zeigt die Spindel deutlich mit ihren chromatischen Körnern, welche bei starker Vergrößerung eine schleifenähnliche Gestalt erkennen lassen. Die Spindel liegt stets dem Pole mit den Richtungskörpern genähert. Fig. 12 zeigt die beiden Furchungskerne, wie sie nach der Teilung noch eng aneinander liegen. Solche Bilder können den Anschein erwecken, als ob eine direkte Teilung vorliege. Kommt nun etwa noch hinzu, daß das Material der Untersuchung alt ist, oder man in Spiritus gehärtete Echino-

1) Zu gleichen Teilen $^1/_2$ % Eisessig und 1 % Ueberosmiumsäure.

rhynchen untersucht, an denen die Teilungsfiguren nicht erhalten sind, so kann man leicht zu falschen Anschauungen kommen.

Die Zweiteilung vollzieht sich nun in der Weise weiter, daß die Kerne auseinanderrücken und jetzt erst durch eine Scheidewand der Zerfall in zwei Zellen eintritt. Stets sind die beiden ersten Furchungszellen ungleich groß. Die größere ist dem Pole, welcher die Richtungskörper trägt, abgewendet, wie Fig. 13, Taf. V, zeigt. In beiden Zellen sind die Fettkörner gleichmäßig verteilt. Sie liegen meist in Gruppen in der Nähe der Kerne, deren Größe 0,01 mm beträgt.

Fig. 14 zeigt, wie an Stelle dieser Kerne durch die gewöhnlichen so oft beschriebenen Veränderungen Spindeln getreten sind, welche nicht senkrecht zur Achse der Teilungsebene liegen, sondern schräg. Das Vierzellen-Stadium, wie es Fig. 15 und 16 wiedergeben, ist dadurch ausgezeichnet, dass eine Zelle die anderen an Größe überragt. Diese Zelle, welche sich in Fig. 15 anschickt, sich nachträglich zu teilen, ist die größere Zelle des Zweiteilungsstadiums, welche sich meist später furcht. In anderen Fällen jedoch trifft man, wie Fig. 14 zeigt, beide Kerne in gleichzeitiger Teilung. Bei den weiteren Teilungen werden die Kerne immer kleiner, wie Fig. 17 und 18 in Vergleich mit Fig. 16 zeigen. Die Furchung schreitet weiter fort, indem die Zellen sich jetzt an Größe gleichen, so daß man von einer regulären Zellteilung sprechen kann. Fig. 29 zeigt nach einem in Kanadabalsam eingeschlossenen, in Alkohol konservierten Präparat ein solches späteres Furchungsstadium, in welchem etwa 64 Zellen vorhanden sein mögen.

In derselben Weise, wie es bei allen Echinorhyncheneiern der Fall ist, werden auch bei dieser Art die central gelagerten Zellen chromatinreicher, während die peripheren an Chromatin ärmer werden. Färbt man mit einem beliebigen Anilinfarbstoff, etwa Methylgrün oder Vesuvin, so tritt die centrale Zellmasse sofort dunkler gefärbt hervor. Während dieser Zeit haben sich die charakteristischen Hüllen um das sich furchende Ei gebildet, indem die erste Hülle wächst und unterhalb derselben neue Hüllen auftreten.

Das Gastrulastadium. Von den Hüllen, welche sich allmählich bilden, ist zunächst eine innerste zu nennen, die dem Embryo eng anliegt und nur als Begrenzungslinie wahrnehmbar ist. Auf diese folgt die 0,002 mm dicke, stark lichtbrechende, kapselartige Hülle, welche von einer weiteren Hülle im Abstand umgeben wird. Zwischen beiden ist der Zwischenraum ausgefüllt

von filzartig verschlungenen Fäden, wie Fig. 19 zeigt. Diese füllen entweder den ganzen Raum aus, oder aber sie liegen der starken Hülle an, diese umschließend. Das Stadium, in welchem der Keim aus einer centralen Zellmasse und den peripher liegenden Zellen besteht, ist das Gastrulastadium. Die centrale Zellmasse deute ich als den Entoblast, die periphere als den Ektoblast. Zu gleicher Zeit legen sich die Haken an, wie Fig. 19 und 20 zeigen.

Der Ektoblast macht eine Reihe von Veränderungen durch, und zwar noch während die Eier in der Leibeshöhle weilen. Bei den übrigen hierauf untersuchten Echinorhynchen treten diese Bildungen erst später auf, nach dem Eintritt in den definitiven Wirt. Die reifen Embryonen, bei denen die sechs oder acht Haken gebildet sind und bei denen der Entoblast oft eine bisquitförmige Gestalt zeigt, wie Fig. 20 wiedergiebt, setzt sich der letztere aus ungemein kleinen Zellen zusammen, deren Kerne deutlich zu erkennen sind, während aber die geringe Substanz der Zelle um diese kaum erkennbar ist. Im Ektoblast treten am hinteren Ende des Embryo große, ich zählte in einem Falle fünf, Kerne, jeder mit einem deutlichen Kernkörperchen, auf, während die übrigen Kerne ebenfalls sich vergrößert hatten und nach Färbung, wenn auch immer nur schwach, hervortraten. Fig. 19 zeigt die großen, deutlichen Kerne des Ektoblasts, von welchen besonders die vier am hinteren Ende sehr deutlich in die Augen fallen. Daß diese Kerne durch Verschmelzung der kleineren entstehen, nehme ich, wie ich glaube, mit Recht an. Diese Zellkerne wachsen mehr und mehr und sie treten uns als Riesenkerne im Ektoderm der späteren Larve entgegen. Das Ektoderm der Larve besteht aus einem flüssigen Syncytium, in dem etwa acht bis zehn kuglige Riesenkerne liegen, von denen dann, wie ich beobachten konnte, auf weiter unten zu beschreibende Weise die Kerne der Haut abstammen.

Es ist somit der Ektoblast zu keiner Zeit kernlos, die Kerne verschwinden nicht, sondern werden nur undeutlich, chromatinarm. Ihr Vorhandensein ist jedoch durch Anilinfärbung stets nachweisbar.

Echinorhynchus haeruca ranae esculentae. Die Leibeshöhle des erwachsenen weiblichen Tieres ist angefüllt erstens mit den aus Zerfall der anfänglich paarigen Ovarien hervorgegangenen Keimzellenballen und den in verschiedenen Entwicklungszuständen sich befindenden Eiern.

Diese ovalen Eiballen, wie diese Konglomerate von Keimzellen genannt werden, haben eine sehr verschiedene Größe.

In den kleinsten, welche bis 0,3 mm lang und 0,04 mm breit sind, besitzen die den Ballen zusammensetzenden Zellen noch eine Größe. Es sind 0,01 mm große, kuglige Zellen, deren Substanz gekörnt ist und einen kugligen Kern trägt, in welchem ein stark lichtbrechendes Kernkörperchen hervortritt. Während nun diese Zellen sich vermehren, tritt eine Vergrößerung der Ballen ein, und zugleich wachsen einzelne Zellen stärker als die anderen. Diese letzteren werden zu den kugligen Eizellen, welche im ausgewachsenen Zustande eine fein granulierte Zellsubstanz, ein Keimbläschen nebst Keimfleck besitzen und 0,02 mm messen. An den ovalen Zellenballen tritt jetzt eine dünne Hüllmembran hervor, welche die sämtlichen Keimzellen zusammenhält. Die reifenden Eizellen liegen in dem Ballen peripher, während die Mitte von den indifferenten Keimzellen, welche, durch ihre enge Lage gegenseitig abgeplattet, polygonal erscheinen, erfüllt wird, wie Figur 1 auf Tafel V zeigt. Es läßt sich jetzt deutlich eine feine Membran rings um jedes Ei erkennen.

Nach den Angaben verschiedener älterer Forscher lösen sich die Eier frühzeitig aus den Eiballen los, nehmen eine spindlige Gestalt an und werden in der Leibeshöhle befruchtet. Für diese Art gilt dies nicht. Die Eier werden noch während ihres Aufenthaltes im Eiballen befruchtet, wahrscheinlich kurz nachdem sie sich in die Länge gestreckt haben, den kugligen Zustand mit einem spindelförmigen vertauscht haben. Ein großer Kern, welcher aber stets den Keimfleck vermissen läßt, liegt im Centrum der Spindel. Fig. 24 auf Taf. V zeigt ein solches Ei (im 4. Blastomerenstadium), dessen feine Dottermembran eng der Peripherie aufliegt. Etwaige Reifeerscheinungen, wie Bildung von Richtungskörperchen habe ich nicht wahrnehmen können, während bei einer anderen Art etwas derartiges weiter unten beschrieben werden soll. Die Eier verlassen, und zwar gilt dies als Regel, während der Bildung der ersten Segmente die Eiballen, indem sie die Eiballenhülle durchbrechen. Selten verweilen sie länger zusammen, und dann kann es vorkommen, daß die Eiballen fast ganz aus spindelförmigen Eiern zusammengesetzt werden. Die Länge einer ungefurchten spindligen Eizelle beträgt 0,04 mm, die Breite 0,007 mm.

Die Eifurchung ist eine sehr unregelmäßige, was den Zerfall in die ersten Blastomeren anlangt. Auf das Stadium mit zwei Segmenten folgt das in Fig. 24a, Taf. V, abgebildete. Die Furchungsebenen stehen nicht senkrecht zur Längsachse des Eies

und sind ebensowenig parallel untereinander, sondern sie stehen schief zur Eiachse, so daß die Segmente unregelmäßige Polygone vorstellen. Das nächstfolgende Stadium mit 6—8 Blastomeren zeigt Fig. 24 auf Taf. V. Aus diesen Figuren geht hervor, daß die folgenden Teilungsebenen teils vertikal, teils horizontal zur Eiachse zu stehen kommen. Die Segmente selbst gleichen Prismen. Die Kernteilung ist eine indirekte, doch treten die karyokinetischen Figuren nicht so deutlich hervor, wie bei Ech. acus. Es teilen sich nun die Blastomeren von neuem und stellen einen Zellhaufen dar, wie Fig. 25 zeigt. In diesem Stadium besteht der Keim aus etwa 64 gegeneinander abgeplatteten, gleich großen Zellen. Während der weiteren Teilung wächst der Keim in der Längsrichtung, und zwar überwiegend. Sein Breitenwachstum ist weit geringer, Fig. 26 und 27. Die Membran, welche in Fig. 25 infolge der Konservierung sich etwas abgehoben hat, liegt in diesem Stadium noch eng an. Erst jetzt hebt sich diese Membran mehr und mehr ab, während unterhalb derselben den Keim eine zweite neue umhüllt, welche im Laufe der Entwicklung an den Polen weiterwächst, so daß hier zwischen ihr und dem Keim ein Hohlraum entsteht, der von einer Flüssigkeit erfüllt sein mag. Diese Membran (in Fig. 30 mit 2 bezeichnet) ist es, welche an Durchmesser zunimmt und endlich die übrigen Hüllen durch ihre Stärke und ihr Lichtbrechungsvermögen weit überragt. Eine dritte innerste Hülle liegt dem Keim zunächst an, um aber später auch an seinen Polen sich abzuheben, wie Fig. 22 zeigt.

Während der Bildung dieser Hüllen hat sich der Keim weiter entwickelt. Zur Zeit, da die äußere Hülle sich abhebt, kann man bereits erkennen, wie die im Centrum des Keimes gelegenen Furchungszellen sich von den peripheren unterscheiden, indem sie mehr Farbstoff aufnehmen als die letzteren. Dieser Unterschied zwischen beiden Gruppen von Blastomeren schreitet weiter fort, indem die Kerne der äußeren Zellen sich kaum noch färben, die centralen jedoch jeden Farbstoff, besonders Anilinfarben, aufnehmen. Färben sich die äußeren Zellkerne mit Methylgrün ganz schwach, so treten die central gelegenen tief grün hervor. Dabei sind die Zellgrenzen zwar noch kenntlich, aber doch (Fig. 30 und 22) schon sehr verschwommen. In den kugligen Zellkernen tritt ein Kernkörperchen deutlich hervor. Vergleicht man Fig. 22, 30 mit den vorhergehenden, welche sämtlich bei derselben Vergrößerung gezeichnet sind, so erkennt man, wie das Wachstum des Keimes ein beträchtliches gewesen ist.

Das Gastrulastadium. Dieses soeben geschilderte Furchungsstadium mit centralem Zellhaufen, dessen Kerne stark chromatinhaltig sind, und seinen peripher gelagerten chromatinarmen Zellen muß als Gastrulastadium angesehen werden.

Wir haben somit eine Gastrulaform, deren Ektoblast mehrschichtig ist und deren Entoblast ebenfalls ein Zellhaufen vorstellt, während ein Urdarm ebenso wie eine Furchungshöhle fehlt (Fig. 30). Eine gewisse Ähnlichkeit mit den Embryonen der Cestoden fällt in die Augen, bei denen allerdings sich der Leib allein aufbaut aus der centralen Zellmasse, dem Entoblast, während der bei ihnen einschichtige Ektoblast verloren geht.

In Fig. 22 ist ein Keim in dem Stadium abgebildet, in welchem er reif ist und nach außen befördert wird. An dem einen Pol sind 8 Haken aufgetreten, von denen der eine an Größe die übrigen überragt. Fig. 23 zeigt denselben stärker vergrößert. Auch jetzt noch, und ich betone dies Kaiser gegenüber, sind die Ektoblastzellen deutlich mit Methylgrün, Fuchsin u. a. nachzuweisen.

II. Abschnitt.

Die Larvenformen von Echinorhynchus polymorphus und proteus.

Die Kenntnis der Jugendformen von Ech. polymorphus verdanken wir Greeff's [1]) Untersuchungen. Er beschreibt, wie der Embryo mit seinen Haken nach Durchbrechung der Eihäute zunächst noch seine eiförmige Gestalt beibehalten hat, wie er aber dann eine Kugelform annimmt und ein hochrotes Gebilde von 0,15 mm Durchmesser darstellt, in dem große, helle, runde Räume durchschimmern. Auf dieser Stufe sind die Embryonalhäkchen nicht mehr erkenntlich, wohl aber eine Membran, die den Embryo umhüllt. Der Keim ist bereits im Kugelstadium durch die Haut des Gammarus als deutlicher, orangefarbener Fleck zu erkennen. Isoliert man ihn aus der Leibeshöhle, so hat man ein 0,3—0,7 mm langes und 0,04—0,3 mm breites eiförmiges Gebilde vor sich, wie es Fig. 1 auf Taf. VIII zeigt. Eine glashelle Membran umhüllt dasselbe und ist an einzelnen Exemplaren von dem rötlichen Inhalt abgehoben. Helle runde Flecke treten in diesem hervor.

Dieses Stadium hat Greeff [1]) in den natürlichen Farben ab-

---

1) Greeff, Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte von Echinorhynchus miliaris Zenker (Ech. polymorphus), in: Arch. f. Naturgesch., 30. Jahrg, Bd. I, 1864.

gebildet. Seine Untersuchung beschränkte sich auf das Zerdrücken dieses Keimes, und so erhielt er seinen sogenannten Embryonalkern. Um einen Einblick in den bereits komplizierten anatomischen Bau zu bekommen, muß die Larve auf Schnitten untersucht werden.

Nach Fixierung mit gesättigter Sublimatlösung und Färbung mit Boraxkarmin stellt sich ein Bild dar, wie es Fig. 2 wiedergiebt. Im Innern ist der Keim ausgehöhlt, die Leibeshöhle hat sich bereits entwickelt, und in ihr liegt als langer Strang, dieselbe der Länge nach durchziehend, die Anlage der Geschlechtsorgane mit dem Ligament. suspensor., während die Rüsselscheide an einem Pol erkennbar ist an ihrer sackförmigen Gestalt. Das Integument birgt 0,07 mm große kuglige Gebilde, Zellkerne, wie ich gleich vorweg nehme, welche in annähernd gleichen Abständen voneinander liegen. Ein Kernkörper von 0,02 mm liegt central. Das, was Greeff als Embryonalkern bezeichnet und isoliert hat, ist die Leibeshöhle plus den in ihr liegenden Organanlagen, während das Integument seiner flüssigen Beschaffenheit wegen beim Zerdrücken zerläuft und die Kerne frei werden läßt.

Ich beginne nun im einzelnen die Organe zu schildern, wie ich sie in diesem wie in den folgenden Stadien vorfinde, um später die Entwickelung derselben im Zusammenhang zu schildern. So führe ich hier beispielsweise nur die Muskulatur in aller Kürze auf, um später dieselbe in ihrer vollen Entwickelung von der Epithelmuskelzelle bis zu der komplizierten durch Faltenbildung und Abschnürungen entstandenen Muskelfaser des erwachsenen Tieres zu schildern.

Die Leibeshöhle stellt einen Sack dar, welcher die Gestalt des eiförmigen Embryo wiederholt. Sie wird ausgekleidet von einem Epithel, dem Enterocoelepithel. Unterhalb dieses Epithels liegt eine Muskulatur, welche sich zusammensetzt aus ringförmig verlaufenden, in einer Ebene angeordneten, streng parallelen Muskelfibrillen, welche noch in Zusammenhang mit den Epithelzellen stehen. Somit haben wir es mit echten Epithelmuskelzellen zu thun.

Die Rüsselscheide (Taf. VIII, Fig. 5) stellt sich als ein Sack dar, in welchem in der Tiefe eine Zellgruppe, das Gehirn, liegt. Nerven lassen sich von diesen Zellen aus in das Integument verfolgen. Weiter liegt eine Gruppe von Zellen oberhalb dieses Ganglions oder Gehirns, und diese Zellen sind als Bildnerinnen für den Rüssel anzusehen. Außer diesen Zellen treten Muskelfasern in dem Rüsselschlauche auf. Weiter ist die Anlage zweier

Muskelzellen zu erwähnen, welche die Anlage der Retraktoren der Rüsselscheide darstellen (*MR* in Fig. 5, Taf. VIII).

Die Geschlechtsorgane sind in diesem Stadium bereits vorhanden: paarige Drüsen von eiförmiger Gestalt, welche — nach der verschiedenen Anlage der männlichen und weiblichen Ausführungsgänge zu schließen — sich mit ihren vollkommen gleichen Zellen — den Urkeimzellen — zu Ovarien oder Hoden differenzieren.

Die Lemnisken sind noch nicht vorhanden. Sie treten erst zu einer späteren Zeit auf. In dem Larvenstadium (Taf. VIII, Fig. 4) sind sie bereits in ihrer Entstehung begriffen.

In diesem Stadium hat sich der Keim stark verlängert. Er liegt, von einer Membran eng umhüllt, in einer weit abstehenden Hülle. Seine Länge beträgt 1,5 mm, seine Breite 0,3 mm. Die Leibeshöhle hat sich stärker entwickelt, und zeigen die Epithelmuskelzellen sich weiter und kräftiger ausgebildet. Das Integument besitzt nicht mehr die Riesenzellkerne, sondern im mittleren Abschnitt des Embryo liegen aus letzteren hervorgegangene Kerne, welche der späteren Kerngestalt ähneln. Die Rüsselscheide mit dem eingestülpten Rüssel, an welchem die Haken bereits deutlich wahrnehmbar sind, zeigt das Gehirn und Muskelfasern, während an der Basis die schon beim vorigen Stadium beschriebenen paarigen Muskelzellen hervortreten, welche in Zusammenhang mit dem Ligament stehen. Die paarigen Geschlechtsdrüsen sind weiter entwickelt, ihre Zellen gewachsen, während die Spermadukte als Röhren mit zelliger Wandung angelegt sind und die Anhangsdrüsen als winzige Säcke, deren Inhalt aus einer Anzahl Zellen besteht. Die Lemnisken sind langgestreckte Säcke, welche sich bereits eine Strecke nach hinten erstrecken und große Kerne in lebhafter Teilung begriffen erkennen lassen.

Ein weiteres Larvenstadium ist in Taf. XIV, Fig. 14 dargestellt.

Der Embryo läßt jetzt bereits im ausgestreckten Zustand Rüssel und Hals von dem übrigen Körper unterscheiden. Er gleicht einer ovalen Kugel von 0,8—1 mm Länge und 0,5 mm Breite, wenn der Rüssel nach innen mitsamt der Rüsselscheide zurückgezogen ist. Auch in diesem Stadium hat der Embryo seine rote Färbung beibehalten. Er wird zunächst umhüllt von einer spindeligen, glashellen Membran *Gm*[1], deren Hohlraum er nur

---

1) Vergl. die Abbildungen bei Greeff, Archiv für Naturgesch., 30. Jahrg., Bd. I, 1864.

teilweise ausfüllt, während eine zweite Cuticularmembran ihm eng anliegt. In Fig. 4 ist die erstere mit dargestellt.

An seinen beiden Enden ist der Embryo abgeplattet. Ein geringer Druck bewirkt, daß sich derselbe ausstreckt, das heißt sein vorderes Körperende — Hals *H* und Rüssel *R* — hervorstreckt. Von einem solchen Embryo rührt der Längsschnitt Fig. 4 her. Der Rüssel ist noch teilweise eingestülpt; in der Rüsselscheide *RS* tritt das Gehirn *G* deutlich hervor. Ebenso sind die beiden Lemnisken zu den Seiten derselben erkennbar. Die Ringmuskeln *rm* der Leibeswand, das heißt die Epithelmuskelzellen, haben sich weiter entwickelt, während Längsmuskelfasern noch nicht erkennbar sind. Das Integument *ep* hat ein streifiges Aussehen erlangt und sind die Gefäße auch bereits in der Rüsselscheide vorhanden oder in der Entwickelung begriffen. Auch in den Lemnisken *Le* treten die Gefässe auf. Kerne sind jetzt überall in der Haut vorhanden. Die Geschlechtsorgane mit ihren Ausführgängen sind ausgebildet. Die Hoden *H* in Taf. XIV, Fig. 14 liegen etwa in der Mitte des hinteren Körperabschnittes, während Ausfuhrgänge und Kittdrüsen etwas tiefer liegen und die Bursa *B* nebst ihren Taschen in Windungen gelagert unterhalb der letzteren sich findet.

Die Muskulatur der Rüsselscheide *Mp*, Retraktoren des Rüssels, sowie die Retraktoren der Scheide *MR* sind jetzt ebenfalls typisch entwickelt; in gleicher Weise das Ligament *Li*.

Larven von Echinorhynchus proteus gammari pulicis. Wie wir durch die Beobachtungen Leuckart's wissen, gelangen die Eier dieser Art in den Darm von Gammarus pulex, die Embryonen verlassen die Eier, indem sie die Eihüllen durchbrechen. Sie lassen nach Leuckart 10 Haken oder Kopfstacheln erkennen, mit deren Hilfe der Durchbruch erfolgt. Nachdem die jungen Embryonen die Darmwand durchbrochen haben, gelangen sie in die Leibeshöhle, um hier ihre weitere Entwickelung durchzumachen. Sie bewegen sich, wie ich das bestätigen konnte, lebhaft, und dauern die Wanderungen in der Leibeshöhle bis in die 3. Woche. Die äußeren Formen, sowie die Umbildungen des centralen Körnerhaufens, des Entoderms, hat uns Leuckart ebenfalls geschildert, so daß ich an diese Darstellung, die bisher die einzige geblieben ist, anschließen werde.

---

1) Leuckart, Die menschlichen Parasiten, Bd. II, 1876.

In Fig. 1, Taf. VI, ist ein Embryo vom Ende der 3. Woche abgebildet, der die Entoblastzellmasse mäßig vergrößert zeigt, während im Ektoderm, der Haut, glasig-helle kugelige Kerne, ich zählte meist 18, liegen, die, ohne eine bestimmte Anordnung zu zeigen, in dem zähflüssigen Plasma liegen. Die Länge dieses Embryos beträgt 0,06 mm. Im Plasma zerstreut treten stark lichtbrechende Fetttröpfchen einzeln hervor. Während nun der Embryo sowohl der Länge wie Breite nach wächst, treten Veränderungen am Entoblast auf, dessen Zellen jetzt deutlicher werden, während man bisher selbst bei stärksten Vergrößerungen nur die kleinen Zellkerne von einer geringen Menge Zellsubstanz umgeben erkennen konnte. Ein Embryo von 0,54 mm Länge und 0,1 mm Breite zeigt den Entoblast (Taf. VI, Fig. 4) in Gestalt eines Zellhaufens, dessen Zellen gegeneinander abgeplattet waren. Zwei Zellen zeichnen sich an dem einen Ende durch ihre Gestalt aus und markieren hier die erste Anlage des Rüssels. Der Entoblast, der jetzt in seiner zähflüssigen Grundsubstanz stärkere Massen von Fetttropfen sowie gelbe Pigmentkörnchen zeigt, schließt die Kerne, meist 18 an der Zahl, ein, die sich stark vergrößert haben. Sie sind 0,08 mm groß. Innerhalb der deutlich hervortretenden Kernmembran liegt der wasserhelle Kernsaft, der ein großes Kernkörperchen neben einer Anzahl kleiner birgt (Taf. VII, Fig. 3). Diese kugeligen Riesenkerne wachsen auch ferner und sind bei einem Embryo von 0,8—09 mm Länge, 0,25 mm Breite 0,1 mm groß, wie die Fig. 2 und 3, Taf. VI, zeigen.

Die weiteren Stadien zeigen den Entoblast vergrößert, indem zugleich die späteren in der Leibeshöhle gelegenen Organe sich anlegen und ausbilden. Der Entoblast nimmt eine eiförmige Gestalt an (Fig. 5), indem am vorderen Ende die Rüsselanlage *R* als eine sich abgrenzende Zellmasse hervortritt, während das Ganglion der später entstehenden Rüsselscheide als kugeliger Zellhaufen *G* erkennbar wird. Unterhalb desselben beginnen zwei ovale Zellmassen *Ge* sich von den übrigen Zellen abzugrenzen, die am hinteren Ende später die Ausführgänge u. s. w. aus sich hervorgehen lassen. Zu beiden Seiten der Geschlechtsorgan-Anlagen treten auf dem optischen Längsschnitt zwei Zellstränge auf, die aber thatsächlich rings die mittlere Partie des Entoblasts umhüllen. Diese Zellen bilden das Leibeshöhlenepithel, während die Leibeshöhle als Spaltraum zwischen ihnen und den central gelegenen genannten Organanlagen auftritt.

Bei Betrachtung des Entoblasts von der Oberfläche treten die

Zellen dieses Leibeshöhlenepithels als polygonale Gebilde hervor, während die Leibeshöhle selbst zunächst nur vom hinteren Ende des Ganglions bis zur Anlage des Endteiles der späteren Ausführgänge des Geschlechtsapparates reicht.

Die Leibeshöhle nimmt immer mehr an Ausdehnung zu, während die Zellen des Epithels eine einzige Schicht bilden (Fig. 7). Jede Zelle besitzt einen kugeligen Kern mit einem Körperchen und schwach ausgebildetem Netzwerk.

Ein späteres Stadium zeigt Fig. 8. Der gesamte Körper der Larve hat sich noch weiter verlängert, vor allem aber gilt das vom Entoderm, an dem man jetzt deutlich die Rüsselanlage erkennen kann. Von einem Längsschnitt durch ein Stadium Fig. 3 ist in Fig. 8 allein das Entoderm abgebildet. Die die Wandung der Leibeshöhle bildende Zellschicht besteht aus abgeplatteten Zellen, während die Rüsselscheide teils mit der Wandung selbst, in ihrem Anfangsteile zusammenhängt, teils aber frei in ihrem Ende in der Leibeshöhle liegt. Der Endabschnitt des Ausführganges der Geschlechtsorgane ist etwas weiter entwickelt, während diese selbst in Gestalt paariger einförmiger Drüsen vorhanden sind, und unterhalb derselben Zellen in verschiedener Größe zur Bildung von Ausführgängen zusammengetreten sind. In der Tiefe der Rüsselscheide ist das kugelige Gehirnganglion erkennbar, während oberhalb desselben Zellen lagern, welche teils die Muskelfasern bilden, teils aber die Bildung der Wandung der Rüsselscheide sowie den Rüssel selbst bilden.

Zwischen dem in Fig. 1 und Fig. 3 geschilderten Stadium steht das in Fig. 2 a abgebildete, das ich jedoch nicht auf Schnitten untersuchen konnte. Hier zeigt sich die Rüsselscheide als anfangs solides Gebilde, und sind die in der Tiefe derselben liegenden Zellen wohl als die Bildnerinnen derselben anzusehen. Das Ganglion sieht man durch die Haut hindurch, während von den Geschlechtsorganen nichts wahrnehmbar ist, mit Ausnahme des Endteiles derselben.

Fig. 9 zeigt die weitere Entwickelung des Entoderms, welches in der Längsrichtung gewachsen ist. Besonders die Rüsselscheide sowie die Geschlechtsorgane, ein Paar Hoden und die Kittdrüsen sowie ein Zellenkomplex, aus dem der Endapparat des Ausführganges hervorgeht, sind erkennbar.

Fig. 10 zeigt den vorderen Teil der Larve der Länge nach durchschnitten, so daß auch die Haut, das Ektoderm zur Anschauung kommt. In diesem tritt besonders eine Sonderung in eine

äußere und innere Schicht auf, während in der ersteren die Riesenkerne liegen, die bereits nicht mehr als Kugeln erscheinen, sondern eine amöboide Gestalt angenommen haben. In der Rüsselscheide ist der Rüssel deutlich abgesetzt und die an seinem Ende sich ansetzenden Muskelzellen *m*, sowie das Ganglion in der Tiefe der Scheide selbst zu erkennen. An das Ligament *L* schließen sich die in Fig. 11 bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Geschlechtsorgane, die samt den Ausführgängen fast ganz entwickelt sind. Alle Einzelheiten bespreche ich in dem die Organogenie behandelnden Abschnitt. Die Länge des in Fig. 10 abgebildeten Embryos beträgt 1,4 mm, bei einer Breite von 0,3 mm.

Während die früheren Larvenstadien noch eine gewisse Beweglichkeit zeigten, schwindet diese allmählich, und schon Stadien, wie das in Fig. 3 dargestellte, liegen bewegungslos in der Leibeshöhle, wie das LEUCKART [1]) bereits geschildert hat. Seine Angaben über die Anlage der Organe, daß der centrale Körnerhaufen oder Embryonalkern zunächst in 4 Zellgruppen zerfalle, finden durch meine Beobachtungen eine gewisse Bestätigung. Von diesen vier aufeinander folgenden Zellgruppen ist nach LEUCKART die vorletzte die größeste und es läßt sich eine peripherische Schicht von einem centralen Kern unterscheiden, der selbst in zwei Ballen zerfällt. Diese peripherische Schicht verlängert sich dann nach vorn und hinten und überzieht die anderen Zellengruppen mantelartig, indem nur das vordere Segment frei bleibt. Diese mantelartige Hülle ist nach LEUCKART die Anlage des Hautmuskelschlauchs und der inneren Lage der Rüsselscheide und des Ligamentes. Nach meinen Beobachtungen stellt diese mantelartige Schicht das Leibeshöhlenepithel dar, dessen Zellen Muskelfasern bilden, während Rüsselscheide und Ligament aus anderen Zellen ihren Ursprung nehmen.

Larve von Echinorhynchus proteus WESTR., Leibeshöhle phoxini laevis (Taf. XII, Fig. 1). In der Ellritze, Phoxinus laevis, findet man Echinorhynchus-Larven, welche bisher noch unbekannt waren. In der Leibeshöhle von Fischen sind überhaupt noch keinerlei Larven dieser Wurmgruppe als regelmäßiges Vorkommen bekannt und gefunden worden. Ich habe

1) LEUCKART, Die menschlichen Parasiten, Bd. II, S. 826.

diese Larven, die sich in vollständig ausgebildetem Zustand befanden, noch in Gasterosteus aculeatus, Cobitis barbatula, Cottus gobio und Gobio fluviatilis aufgefunden, wenn auch nicht in solcher Menge wie bei Phoxinus laevis. Von letzteren, die aus dem die Stadt Göttingen durchfließenden Arm der Leine herrühren, war jede Ellritze mit mehreren Larven behaftet.

Öffnet man die Leibeshöhle eines Phoxinus laevis, so trifft man auf der Oberfläche der Leber orangegelb gefärbte kuglige bis eiförmige, 2—2,5 mm große Gebilde, welche in einer etwa 0,03 mm dicken Hülle liegen, welche von der Leber aus um sie gebildet worden ist. Trennt man diese Gebilde von der Leber ab, so sieht man bei schwacher Vergrößerung, daß es sich um Larven von einer Echinorhynchusart handelt.

Die Farbe ist eine orange und rührt von gelben Tröpfchen und Tropfen her, welche, in der Haut gelagert, in mehreren Gürteln den Körper umgeben. An dem einen Pol des ovalen Körpers ist eine kreisrunde Oeffnung sichtbar (Taf. XII, Fig. 2). Hier wird der Rüssel *R* hervorgestülpt, welcher mit seiner Rüsselscheide in der Leibeshöhle liegt und durch die Haut hindurch erkennbar ist, wie es unsere Figur wiederzugeben versucht. Mehrere Querrunzeln ziehen sich um den Leib herum, wie es die gleiche Figur erkennen läßt.

Ein Längsschnitt durch diese Larve zeigt uns, daß der Rüssel auf einen langen Halsteil *H* folgt, dessen Wandung sehr kontrahiert in Falten gelegt ist (vergl. Taf. XII, Fig. 4). Die wahre Gestalt des Halses erkennt man, sobald derselbe ausgestreckt und die Larve so vollständig ausgebildet ist, daß sie bereits in allen Teilen, histologisch wie organologisch, einem jungen Echinorhynchus gleichkommt. Eine solche zeigt Fig. 1 derselben Tafel. Aus dem 2,4 mm langen Körper ist der 2 mm lange Hals hervorgestreckt. Unterhalb des 0,5 mm langen Rüssels ist der Hals *B* kugelig angeschwollen. Es erinnert diese Bildung an die gleiche des Echinorhynchus proteus. Auf die Bildung, Zahl und Gestalt der Haken gehe ich nur im systematischen Teil ein, um mich hier nicht zu wiederholen. Diese Larven aus der Leibeshöhle der kleineren Fischarten gleichen nun in allen Stücken so vollständig den ausgebildeten Larven, die ich aus Eiern von Ech. proteus in Gammarus pulex züchtete, daß sie nur zur selben Art gehören können. Auf diesen Fall komme ich weiter unten im systematischen Teil näher zu sprechen.

ZWEITES KAPITEL.

Histogenie, Organogenie und Anatomie des entwickelten Tieres.

I. Abschnitt.

Das Ektoderm, die Haut.

a) Echinorhynchus proteus WESTRUMB. Die Entwickelung der Haut, welche ich im Folgenden zum ersten Male gebe, ist eine so eigenartige, daß ich ihr nichts aus einer anderen Tiergruppe an die Seite zu setzen wüßte. Eine Erklärung für die eigenartige Entwickelungsweise werde ich am Schlusse meiner Darstellung zu geben versuchen.

Als Gastrulastadium habe ich jenes Stadium geschildert, in welchem der Embryo aus einem central gelegenen Zellenhaufen mit chromatinreichen Zellkernen und peripheren Zelllagen besteht, welche sich durch ihre chromatinarmen Zellkerne auszeichnen. In diesem Stadium bilden sich die Embryonalhaken an dem spindeligen Embryo, und dieser gelangt bekanntlich dadurch, daß die Eier, welche vom Wirt des Echinorhynchus — in unserem Falle einem Fische — nach außen entleert werden, von einem Krebs, Gammarus pulex, gefressen werden. Nachdem der Embryo im Magen dieses Amphipoden von den Eihüllen frei geworden ist, durchbohrt er die Darmwand und gelangt in die Leibeshöhle des Krebses, wie dies alles von LEUCKART uns ausführlich von verschiedenen Arten beschrieben worden ist. Wir treffen die jungen Larven, welche eine längliche Gestalt haben, jetzt in der Leibeshöhle an, und sie zeigen uns folgende Veränderungen (Taf. VI, Fig. 1).

Der Entoblast — centrale Körnerhaufen der älteren Forscher — ist deutlich erkennbar, indem seine Zellen sich vergrößert haben. An der Stelle des Ektoderms finden wir aber eine zähflüssige Substanz, und in dieser 0,06 mm große Kugeln, die unzweifelhaft Zellkerne vorstellen und durch Verschmelzung der Ektoblastzellkerne entstanden sind, wie ich dies bei Ech. acus beobachtet und geschildert habe. Will man sich über den Charakter dieser die Haut vorstellenden Schicht orientieren, so genügt es, durch Druck auf das Deckglas die Cuticula, welche den Embryo umhüllt, und welche als Produkt der Haut aufzufassen ist, zu sprengen. Dann dringt das zähflüssige Ektoderm hervor, und man

sieht, wie die großen hellen, kugeligen Zellen lose in demselben liegen. Die flüssige Haut ist angefüllt mit kleinen, stark lichtbrechenden Tröpfchen, welche in der hellen, leicht gerinnbaren Grundsubstanz liegen, die nach Sublimatbehandlung fein granuliert scheint. Die großen Zellkerne besitzen eine feine, kaum meßbare Membran, und innerhalb derselben liegt die Kernsubstanz in der Art, daß in dem Kernsaft das Chromatin in Gestalt eines so engmaschigen Netzwerkes verteilt ist, daß der Kerninhalt selbst bei stärkeren Vergrößerungen fein granuliert erscheint. Weiter trifft man in ihm einen großen Nucleolus von gewöhnlich 0,02 mm Durchmesser an, sowie eine größere oder kleinere Anzahl von kleineren Kernkörperchen. Im lebenden Zustand (Taf. VII, Fig. 4) treten diese Körperchen als wohl abgegrenzte Gebilde von dunklerer Färbung von ihrer Umgebung hervor, welche fein granuliert erscheint, während die äußere periphere Lage vollständig homogen ist. Nach Konservierung mit Sublimat und Färbung mit Boraxkarmin bleibt der Inhalt der Kernkörperchen hell, und nur eine äußerste konzentrische Lage färbt sich intensiv rot. Dies gilt bis herab zu den kleinsten Nucleolen. Am deutlichsten ist der Bau an dem großen Kernkörper zu verfolgen. Die äußerste gefärbte Schicht besteht aus einer festen Substanz und umschließt die central gelagerte wasserhelle Flüssigkeit (Taf. VII, Fig. 3).

Aus diesen kugeligen Kernen nehmen die späteren Kerne der Hautschicht auf folgende Weise ihren Ursprung.

Die Kerne wachsen, hierbei verlieren sie den großen Nucleolus und nehmen an Stelle der Kugelform eine unregelmäßige Gestalt an, indem sie in Fortsätze auswachsen und schwach amöboid beweglich werden. Einen solchen Kern zeigt Fig. 6a, Taf. VII. Derselbe ist bestrebt, Ausläufer nach verschiedenen Seiten zu treiben. Fig. 6 zeigt einen weiter vergrößerten Kern, in welchem die Nucleoli unregelmäßig verteilt sind. Solche amöboide Kerne treten in Larven von 0,8 mm auf, bei denen bereits die Geschlechtsorgane vollständig ausgebildet sind. Die Länge dieser amöboiden Kerne kann ungefähr bis 0,1 mm betragen. Verfolgt man nun an älteren Larvenstadien die Entwickelung der Kerne, so sieht man, wie die Gestalt derselben eine immer abenteuerlichere wird. Fig. 7, Taf. VII, zeigt einen Kern, der nach den verschiedensten Seiten Sprossen treibt. An dem einen Ende hat sich ein Stück losgelöst. Indem nun ein Ablösen und ein Zerfall der Kerne in einzelne Teilstücke eintritt, entstehen die kleinen

Kerne, welche später in der Haut eine besondere Lage einnehmen.

Hand in Hand mit den Umbildungen, welche die kugeligen Zellkerne erleiden, treten Veränderungen in der Zellsubstanz der Haut, die ein Syncytium darstellt, auf. Der Längsschnitt, welcher durch das vordere Körperende einer Larve gelegt ist (Taf. VI, Fig. 10), läßt einen äußeren Abschnitt *a*, welcher die in verschiedenen Richtungen durchschnittenen Kerne trägt, und einen hellen inneren Abschnitt *b* erkennen, welcher besonders am vorderen Ende stärker verdickt ist, während er nach hinten zu an Stärke abnimmt (Taf. VII, Fig. 1). In diesem tieferen, hellen Abschnitt entstehen die Hautlakunen durch Verflüssigung des Syncytiums an einzelnen Stellen, während in der Peripherie des äußeren Abschnittes während des weiteren Dickenwachstums die Cuticularschichten gebildet werden.

Gehen wir jetzt zu den Zellkernen zurück! Taf. VI, Fig. 20 zeigt einen Teil der Körperwand einer Larve längs durchschnitten. Die aus den amöboiden Kernen hervorgegangenen Kerne, welche weiter in Teilstücke zerfallen, lagern noch vollständig unregelmäßig in der Haut *h*. In der fast ausgewachsenen Larve (Fig. 21) sind die Kerne bereits von eiförmiger Gestalt, sämtlich von annähernd gleicher Größe und haben sich in der Tiefe der Haut parallel zu einander gelagert. Unterhalb, teils zwischen ihnen, sind die ersten Lücken erkennbar, welche durch Verschmelzung das Hautlakunensystem bilden. Die periphere Schicht der Haut zeigt in Entstehung begriffen die späteren Schichten oder Fasersysteme, welche ich weiter unten schildern werde. Ebenso ist die zur Oberfläche der Haut senkrechte Faserung schon gebildet, welche die peripheren Schichten durchsetzt.

Bei dem Zerfall der großen gelappten Kerne (Taf. VII, Fig. 7) tritt keine Teilungsfigur auf. Es ist auch die Teilung, die die einzelnen unregelmäßigen Teilstücke durchmachen, niemals indirekt. Die Kernstücke selbst zerfallen wie Amöben in unregelmäßige Hälften, wie beispielsweise Taf. VII, Fig. 12 Hautkerne in Teilung zeigt. Jedes Teilstück erhält ein oder mehrere Kernkörperchen verschiedener Größe.

Vergleicht man den eben geschilderten Bau, wie ihn die Larve zeigt, mit dem, wie er sich bei dem Wurme nach der Übertragung in den definitiven Wirt darstellt, so ist hauptsächlich die Ausbildung der oberflächlichen Fasersysteme sowie die Weiterentwickelung des Lakunengefäßsystems zu beschreiben.

Der Bau der Haut beim erwachsenen Tier (Ech. proteus). Fig. 21 auf Taf. VI zeigt einen Längsschnitt durch die Haut einer reifen Larve kurz nach der Übertragung in den Darm einer Forelle. Unterhalb der Cuticula tritt die Schicht mit den senkrechten Fasern, hierauf eine Lage ringförmig verlaufender, dann eine breite Schicht längsverlaufender Fasern hervor, auf die eine Lage wiederum ringförmig angeordneter Fasern folgt. Nach innen von dieser letzten Schicht liegt die an Ausdehnung mächtigste Schicht Längsfasern (*lf.* in Fig. 21). Sie ist am frühesten ausgebildet und hebt sich durch ihre dunkle Farbe von der Grundsubstanz ab. Die Fasern verlaufen parallel zu einander und zur Körperachse und stehen dichtgedrängt, so daß die Grundsubstanz vollständig verdrängt ist. Die peripher von ihr gelegenen Fasersysteme nehmen nach und nach an Ausdehnung zu und treten an geschlechtsreifen Tieren als mächtige Schichten auf. Die Radiärfasern, die von der Grenzmembran bis zur oberflächlichen Cuticula sich erstrecken, bilden sich in immer größerer Anzahl, die Grundsubstanz durchziehend. Zwischen ihnen liegen die eiförmigen, etwas plattgedrückten Kerne, die fortwährend in Teilung, das heißt in Zerfall begriffen sind. Unterhalb der Kerne, der Membrana limitans genähert, ist die Bildung des Lakunensystems fortgeschritten, indem immer neue Hohlräume, offenbar durch Verflüssigung der Grundsubstanz, entstanden sind, die untereinander in Verbindung treten. Die in ihnen zirkulierende Flüssigkeit schließt unzählige, stark lichtbrechende, fettähnliche Tröpfchen von verschiedenster Größe ein. Die Farbe dieser Tropfen ist orange, sie geben dem Tiere seine oft sehr hervorstechende Farbe.

b) Echinorhynchus polymorphus. Zenker [1]) fand zuerst die Jugendstadien dieser in der Ente lebenden Art in der Leibeshöhle von Gammarus pulex, ohne aber den Zusammenhang zwischen beiden zu erkennen. Er beschrieb die Jugendformen als bestimmte neue Arten (Ech. miliaris und Ech. diffluens). Durch Greeff's Untersuchungen [2]) sind wir erst aufgeklärt worden, daß die beiden Arten Zenker's nur Entwickelungsstadien des Echinorhynchus polymorphus sind.

1) Zenker, Commentatio de gammari pulicis histor. natur. Jenae 1832.

2) Greeff, Untersuchungen über den Bau und die Naturgeschichte von Echinorhynchus miliaris Zenker. (Ech. polymorphus), in: Archiv f. Naturgesch., 30. Jahrg., Bd. I, 1864.

Die jüngsten Embryonen, die bereits die Eihäute durchbrochen haben und in der Leibeshöhle von Gammarus liegen, lassen neben dem centralen Zellenhaufen, dem Entoderm, in dem dasselbe umhüllenden Ektoderm einzelne große Kerne erkennen, deren Herkunft wohl dieselbe ist wie bei Ech. acus. Sie sind durch Verschmelzung der kleineren Kerne entstanden, die vorher in den Zellen des Ektoderms lagerten. Zellgrenzen sind in diesem Stadium nicht mehr vorhanden. Das Ektoderm stellt ein Syncytium dar, in dem große Kerne liegen. Wie rasch diese Kerne wachsen, indem sie des Chromatin der früheren Ektodermkerne in sich aufnehmen, läßt sich daraus erkennen, daß sie an einem 0,3 mm langen ovalen Embryo bereits zu 0,007 mm großen Kugeln herangewachsen sind. Untersuchen wir die Haut in dem Stadium, in welchem der Keim eine ovale Gestalt angenommen hat (Taf. VIII, Fig. 1), so beträgt ihre Dicke 0,02 mm. Etwa 12 große Riesenkerne treten in der Haut in unregelmäßigen Abständen gelagert auf. Zu dieser Zeit besitzt sie eine flüssige Konsistenz, wie bereits GREEFF beschrieben hat. Bringt man die äußere, der Haut aufliegende Hülle zum Platzen, so dringt die orange gefärbte Flüssigkeit mit den Riesenkernen heraus. Sie ist mit orange gefärbten Fetttröpfchen in allen Größen durchsetzt. In späteren Stadien zeigt die Haut eine gallertartige Konsistenz und nimmt überhaupt an Festigkeit zu.

Die großen Zellkerne, die 0,01—0,02 mm messen, besitzen einen großen Kernkörper neben mehreren kleineren in der körnig bis fein netzförmigen Kernsubstanz (Taf. VIII, Fig. 15). Bereits auf dieser Entwickelungsstufe läßt sich eine tiefer gelegene, mehr hyaline schmale Hautschicht von der äußeren körnchenhaltenden unterscheiden, in der die Kerne liegen.

Die Riesenkerne nehmen im weiteren Verlauf in derselben Weise, wie ich das für Ech. proteus gezeigt habe, eine amöboide Gestalt an, und durch Zerfall dieser Kerne entstehen die anfangs unregelmäßig geformten Hautkerne des erwachsenen Tieres (Taf. VIII, Fig. 16). Die jungen Hautkerne lagern in dem in Fig. 4 abgebildeten Stadium im mittleren Körperabschnitt des Embryo, den vorderen und hinteren Körperteil frei lassend.

Taf. VIII, Fig. 16 zeigt die Haut dieser Entwickelungsstufe langs durchschnitten. Es haben sich bereits die radiären Fasern entwickelt, und tritt die Cuticula sowie die erste Anlage der peripheren Fasersysteme deutlich hervor. Die unregelmäßigen, bald großen, bald kleinen Kerne stehen dicht gedrängt, meist einen großen Kernkörper oder mehrere kleine zeigend. In der Haut lassen

sich jetzt die beiden Schichten nicht mehr unterscheiden, sie zeigt einen gleichmäßigen Bau und läßt in einer ungefärbten Grundsubstanz eine Filarsubstanz erkennen. Die erste erwähnte Anlage der peripheren Fasersysteme stellt bald eine 0,006 mm starke, gleichmäßig entwickelte Schicht unterhalb der Cuticula dar, die ein hyalines Aussehen besitzt, wie Fig. 15 zeigt. In dieser mit *a* bezeichneten Schicht tritt die Streifung auf, die früher als Porenkanäle beschrieben worden ist, aber unstreitig parallel angeordnete Fäserchen vorstellt.

In dem in Fig. 4 dargestellten Stadium haben sich die radiären Fasern ungemein vermehrt, sie stehen dicht gedrängt bei einander (Taf. VIII, Fig. 16) und lassen sich bis zur Cuticula verfolgen, die übrigen, aus radiären Fasern bestehenden Systeme durchsetzend. Ich unterscheide eine aus längs verlaufenden Fasern bestehende Schicht, der nach innen eine aus kreisförmigen Fasern bestehende, sowie wiederum eine aus der Länge nach angeordneten Fasern bestehende folgt. Zu gleicher Zeit treten die ersten Lakunenbildungen in der Tiefe der Haut auf, und zwar in regelmäßigen Abständen voneinander. Sie stellen durch Zusammenfluß die erste Anlage des Wassergefäßsystems dar. Sowohl im Hals wie im Körper entsteht es zu gleicher Zeit. Greeff [1]) hat von dem Hals-Gefäßsystem, oder besser Lakunensystem, da es sich um wandungslose Lücken und Hohlräume in der Haut handelt, eine schöne Abbildung gegeben. Die Flüssigkeit, die in diesen Lakunen zirkuliert, gerinnt nach Behandlung mit Alkohol und färbt sich nach Behandlung mit Sublimat und Karmin geringer als die Haut.

Der Bau der Haut (Epidermis) beim erwachsenen Tier (Ech. haeruca). Der Bau der Haut ist ausführlich von Baltzer und Säfftigen geschildert worden. Ihren Angaben kann ich mich in keiner Weise anschließen, was wohl hauptsächlich darin seinen Grund haben dürfte, daß ich die Entwickelung der Haut von ihrem ersten Entstehen an beobachten konnte und deshalb die Deutung eine vollständig andere sein mußte. Wenn Säfftigen zu dem Resultat kommt: „Die Subcuticula wird aus einem komplizierten Fasergeflecht zusammengesetzt, eine körnige Grundsubstanz fehlt vollständig“, so behaupte ich fast gerade das Gegenteil, allerdings gestützt auf Beobachtungen einer so großen

---

1) Greeff in Archiv f. Naturgesch., Jahrg. 30, 1864, Taf. II, Fig. 10.

Anzahl Arten, wie sie für histologische Untersuchungen bisher keinem Forscher zur Verfügung standen.

Bei allen Arten ist eine Cuticula nachweisbar, die, 0,001 mm dick, den Körper nach außen begrenzt. Sie ist als das Produkt der Epidermis (Ektoderm) aufzufassen, an der verschiedene Schichten zu unterscheiden sind. Unterhalb der Cuticula, die keine besonderen Strukturverhältnisse zeigt und beinahe glasig-hell ist, trifft man auf longitudinal und kreisförmig, konzentrisch verlaufende Fasern, die zu Schichten vereint, dicht gedrängt nebeneinander lagern. Bei unserer Art tritt zunächst — auf Quer- und Längsschnitten Fig. 3 und 4, Taf. IX — dicht unterhalb der Cuticula eine feine Streifung auf, die wohl ohne Zweifel in Zusammenhang mit der Ernährungsweise des Tieres steht. Unterhalb derselben, etwa 0,004 mm entfernt von der Cuticula, liegt die erste, aus konzentrisch verlaufenden Fasern gebildete Schicht. In gleichen Entfernungen liegen eine zweite und dritte aus Fasern bestehende Schicht. Auf dem Querschnitt sind diese Schichten quer durchschnitten, und erscheinen die einzelnen Fasern in Gestalt feinster Punkte, während ihre wahre Natur der Längsschnitt (Fig. 3) erkennen läßt.

Außer diesen konzentrischen Faserschichten treten die Epidermis radiär durchziehende Fasern von gröberem Bau auf. Sie sind mit f^4 in Fig. 3, Taf. IX bezeichnet. Diese Fasern lassen sich verfolgen bis zur Cuticula, indem sie die konzentrischen Faserlagen durchsetzen. Andererseits hängen sie centralwärts zusammen mit einer feinen, die Epidermis nach der Muskulatur zu abgrenzenden hyalinen Membrana propria *M*.

Alle diese verschieden gelagerten Fasern sind als Differenzierungen der Epidermis aufzufassen. Sie liegen in einer Grundsubstanz, die eine gallertartige Konsistenz besitzt, und an der sich wiederum eine helle Substanz unterscheiden läßt von einer körnigen oder wie wir nennen müssen, eine Interfilar- von einer Filarsubstanz. Die unregelmäßigen, in ihrer Größe wechselnden, bald mehr kugeligen, ovalen oder langgestreckten Kerne liegen etwa in der Mitte der Epidermis, also unterhalb der Faserschichten. In dem stets deutlichen Fasergerüst ist ein größeres Kernkörperchen suspendiert, das einen körnigen Bau zeigt, indem stark gefärbte Körnchen in einer hellen Substanz liegen. Außer diesem größeren Kernkörper treten kleinere in beliebiger Anzahl auf. Fig. 8, Taf. X zeigt Kerne aus der Haut in ihren verschiedenen Formen und Größen nach Konservierung in Sublimat und Färbung

mit Karmin, Fig. 13, Taf. IX nach Konservierung in absolutem Alkohol. Etwa der dritte Teil bis die Hälfte der Haut wird von Lakunen durchzogen, die das Hautgefäßsystem darstellen. Es sind das Lücken und Spaltenräume in der Haut, die einer Wandung entbehren, aber bleibend vorhanden sind, also sich nicht beliebig schließen können. In einem besonderen Kapitel gehe ich auf dieses Organsystem näher ein.

Meine Darstellung des Baues der Epidermis weicht von der SÄFFTIGEN's in folgenden Punkten ab. Nach seiner Meinung fehlt der Epidermis eine Grundsubstanz, und besteht sie nur aus einem Fasergeflecht. Alles was zwischen den geschilderten Fasersystemen und den radiär die Epidermis durchziehenden Fasern liegt, ist nach diesem Forscher die ernährende Flüssigkeit. Die Lakunen des Gefäßsystems kommen dadurch zu Stande, daß die radiären Fasern oft bündelweise zusammenstehen. Diese Ansicht, nach der die Epidermis von einer Flüssigkeit durchdrängt wird, die der in den Gefäßen befindlichen gleicht, ist vollständig zurückzuwerfen. Würde SÄFFTIGEN mehr Formen untersucht haben, so würde er sich von der vollständigen Unhaltbarkeit dieser übrigens auch physiologisch unhaltbaren Ansicht überzeugt haben.

Den Subcuticularfasern, das heißt den Fibrillen der Epidermis haben sowohl SCHNEIDER, LEUCKART, BALTZER wie auch SÄFFTIGEN einen muskulösen Charakter zugeschrieben. Sie sind jedenfalls elastischer Natur. Mit den Ring- oder Längsmuskelfasern hängen sie nicht zusammen, weder bei dieser Art noch bei Ech. gigas, wo SÄFFTIGEN „glaubt" derartiges gesehen zu haben, noch dazu an einem, wie er selbst sagt, schlecht erhaltenen Tier. Auf den verschiedenen Figuren ist ihre Endigung deutlich zu ersehen. Sie heften sich an der Membrana limitans der Haut an.

Eine eigenartige Anschauung hat KOEHLER [1]) vom Bau der Haut sich gebildet. Sie besteht aus einer granulierten Grundsubstanz, die Kerne einschließt. Die Fasersysteme, welche unterhalb der Cuticula liegen, sowie die radiären, die Haut senkrecht durchsetzenden Fasern sind nach ihm Muskelfasern. Erstere beschreibt er als Längs- und Ringmuskelfibrillen, letztere als innere Schicht von Muskelfasern, die untereinander verzweigt und gekreuzt verlaufen.

---

1) KOEHLER, Documents pour servir à l'histoire des Echinorhynques, in: Journal de l'anatomie et de la physiologie, Jahrg. 23, 1887.

Die Haut von Echinorhynchus clavaeceps. Das Larvenstadium, in dem die Haut ein Syncytium mit wenigen Riesenkernen bildet, ist bei Echinorhynchus clavaeceps dauernd fixiert. Wie ich in dem systematischen Teil zeigen werde, ist diese Art auf dem Larvenstadium stehen geblieben, was ihre Haut, Muskulatur, Lemnisken anlangt, wir haben einen Fall von Phylo-Pädogenesis vor uns.

Bereits am lebenden Tiere sieht man die 0,2 mm großen, eiförmigen bis kugeligen Riesenkerne in der Haut. Ich zählte bei dem in Fig. 1 auf Taf. XIII abgebildeten männlichen Tiere acht Kerne in der Epidermis und je zwei in den Lemnisken.

Der Bau der Haut ist einfacher als wie bei den vorher beschriebenen Formen, indem die peripheren Fasersysteme der Haut geringer entwickelt sind. Ebenso ist wenig über die sie senkrecht durchsetzenden Fasern zu sagen. Sie sind von sehr hinfälliger Natur und oft kaum deutlich zu unterscheiden. Die Substanz der Haut bietet bei geringer Vergrößerung ein körniges Aussehen, bei stärkster Vergrößerung unterscheidet man eine faserige, netzförmig verstrickte, gefärbte Substanz von einer hellen Interfilarsubstanz (Fig. 2, Taf. XIII).

Die Riesenkerne, die schon von früheren Beobachtern (Säfftigen)[1]) gesehen worden sind, wenn auch ihre Bedeutung, Herkunft ihnen noch unbekannt blieb, können in der Hautsubstanz oder aber in den Längskanälen, deren Lumen auftreibend, liegen. Eine feine Kernmembran ist sehr leicht nachweisbar. Die Kernsubstanz zeigt sich fein granuliert, wird aber ebenso wie die anderen Kerne aus Interfilar- und Filarsubstanz sich zusammensetzen. Der große, unregelmäßig gestaltete Nucleolus, von dem einzelne kleinere abgetrennt sein können, färbt sich in seinen peripheren Teilen intensiv, während die centrale Flüssigkeit hell bleibt. Ein gering gefärbtes Fadenwerk konnte mehrfach beobachtet werden.

Die Epidermis von Ech. acus zeigt die peripheren Fasersysteme wenig entwickelt, während die feine Streifung unterhalb der Cuticula sehr gut hervortritt. Die Kerne haben meist eine unregelmäßige Gestalt (Fig. 1, Taf. XI), sie sind amöboid beweglich wie bei allen Arten und teilen sich auf direkte Weise.

Ueber die Haut von Ech. clavula (Fig. 14 und 15, Taf. XI) ist nichts Besonderes auszusagen. Die radiären Fasern sind wohl

---

1) Säfftigen, Zur Organisation der Echinorhynchen, in: Morphol. Jahrbuch, Bd. X, 1884.

ausgebildet, weniger die peripheren Systeme. Die Kerne besitzen meist eine eiförmige Gestalt mit einem oder mehreren Kernkörpern. Fig. 7 zeigt die Haut mit ihrer Filar- und Interfilarsubstanz und den radiären Fasern bei stärkster Vergrößerung.

II. Abschnitt.

Das Lakunensystem in der Körperwand und die Lemnisken.

Entwickelung und Bau. Die ersten Andeutungen eines Lakunensystems treten in der Haut auf zur Zeit, wenn die Hautkerne sich durch Zerfall aus den Riesenkernen gebildet haben. Vergleichen wir die beiden Längsschnitte durch die Haut von Ech. polymorphus-Larven (Fig. 16 und 17, Taf. VIII), so zeigt der zweite Längsschnitt die ersten durchquerten Kanäle oder Lakunen. Die Hautkerne haben ihre definitive Gestalt vollständig angenommen; die Fasern in der Haut, radiär verlaufend, sind deutlich erkennbar. In der Tiefe der Haut, unterhalb oder zwischen den tiefer gelegenen Kernen sehen wir Lücken *l*, die mit einer geronnenen Flüssigkeit gefüllt sind. Diese Lücken sind noch im Entstehen, wie besonders Tangentialschnitte zur Hautoberfläche lehren. Hat zu dieser Zeit die Haut eine zähflüssige, gallertartige Konsistenz, so ist die in den sich bildenden Lücken und Lakunen befindliche Flüssigkeit von weit wässrigerer Konsistenz, was sich erkennen läßt, sobald die einzelnen Lücken zusammengeflossen sind und nun miteinander in Verbindung stehen. Durch allmähliche Verbindung untereinander entsteht das bei vielen Arten später so komplizierte Lakunensystem. Die Bildung der beiden Längslakunen, die sich gegenüberliegen, geht Hand in Hand mit der der querverlaufenden. Wenn Säfftigen behauptet, daß die Haut einer Grundsubstanz entbehre, und daß die Flüssigkeit der Kanäle dieselbe allseitig durchdringe, so daß man zwischen den Fasern der Haut nur Lakunenflüssigkeit antreffe, so beruht das auf einer irrigen Anschauung, die bei Betrachtung lebender Larven oder Tiere nicht stichhaltig ist, denn man kann sich leicht überzeugen, daß die Flüssigkeit nur in den Lakunen sich auf und ab bewegt und nicht gleichmäßig die Haut durchdringt.

Die Flüssigkeit in den Lakunen ist hell, körnchenreich, wie dies bereits Säfftigen [1]) angiebt. Unendlich viele Fett- oder Öltröpfchen in verschiedener Größe flottieren in ihr. Bei den

1) Säfftigen, a. a. O. S. 127.

Larven von Ech. polymorphus haben sie eine gelbliche oder rote Farbe, die der Larve eine rote Farbe verleiht. Solche farbige Tropfen sind jedoch auch im Larvenstadium durch die Haut verteilt. Daß man in den Lakunen auch Kerne antrifft, darauf hat Baltzer [1]), der sie Zellen nennt, zuerst aufmerksam gemacht. Sie sind aus der Grundsubstanz der Haut in die Lakunen ausgetretene Kerne. Man trifft sie bei Ech. proteus bald zahlreich an, bald sind nur wenige ausgetreten.

Die Bildung des Lakunensystems zeigt im einzelnen sehr verschiedene Anordnungen. Bei allen Arten fand ich zwei durch ihr großes Lumen sofort in die Augen fallende Längskanäle, die bis in die Nähe des hinteren Endes sich verfolgen lassen und andererseits bis in die Rüsselgegend reichen. Diese beiden Längslakunen liegen seitlich, das heißt in einer Ebene mit den Lemnisken; sie lagern nun keineswegs, wie das aus den Beschreibungen hervorgeht, sich direkt gegenüber. Sie können beispielsweise sehr genähert verlaufen, wie das bei Ech. clavula der Fall ist, wo sie, je näher man dem hinteren Körperende kommt, desto näher zusammenrücken, um endlich sich in einzelne Äste aufzulösen.

Von den beiden Längskanälen treten als einfachstes Verhalten in bestimmten Zwischenräumen unter rechtem Winkel Kanäle oder Lakunen ab, die kreisförmig verlaufen und so eine ringförmige Verbindung zwischen den beiden Längskanälen herstellen. Diese Anordnung zeigt das Lakunensystem bei Ech. clavaeceps und weiter bei Ech. angustatus. Sehr gering sind bei beiden Formen die Verbindungsäste zwischen den annähernd parallel verlaufenden ringförmigen Lakunen.

Bei Ech. haeruca ist die Verzweigung der Hautkanäle weiter entwickelt, und es nimmt das Kanalsystem die Gestalt eines Netzes an. Besonders groß und weitlumig sind die beiden Längslakunen gebildet (Fig. 1, Taf. X, Querschnitt durch eine Längslakune). Fig. 3, Taf. IX, zeigt die einzelnen querverlaufenden Lakunen mit ihrem geronnenen Inhalt durchquert.

Die stärkste Entwickelung zeigt das Lakunensystem unter den von mir beobachteten Arten bei Ech. Lutzii n. sp. Die Lakunen verzweigen sich in der Weise nach allen Seiten und durchziehen die Haut, immer neue Äste treibend, die wieder miteinander nach kurzem Verlaufe verschmelzen, so daß ein engmaschiges Netzwerk entsteht, indem das Hautgewebe in Gestalt kleiner Inseln zurück-

---

1) Baltzer, Archiv f. Naturgeschichte, 1880.

bleibt. Fig. 5, Taf. XIII, giebt einen Längsschnitt durch die Körperwand wieder. Die Lakunen sind mit *L* bezeichnet; sie reichen bis an die Oberfläche der peripheren Fasersysteme. Eine Begrenzungsmembran läßt sich in keiner der Lakunen, noch in den feineren Verzweigungen nachweisen, nur in den Längsstämmen tritt eine helle Membran hervor. Ebenso findet sich bei Ech. clavaeceps an den durchquerten Längsstämmen ein Kontur vor, der das Lumen von dem umgebenden Hautgewebe abschließt. Es handelt sich hier aber um eng neben und miteinander verschmolzene das Lumen umgebende Fasern.

Die Lemnisken und das Lakunensystem des Halses.

1. Entstehung. Die erste Anlage der Lemnisken erfolgt in der Larve zur Zeit, wo die Riesenkerne der Haut, nachdem sie ihre verzweigte, an Amöben erinnernde Form angenommen haben, in die Hautkerne zu zerfallen beginnen. Die Lemnisken sind ektodermale Organe und entstehen als paarige Auswüchse der Haut (Leuckart), die sich papillenartig in die Leibeshöhle hineinwölben. An der Grenze des Rüssels und des Halses, oder, wo dieser fehlt, an der Grenze des Rüssels und des Körpers sieht man die Haut sich in Gestalt zweier kuppel- oder papillenartiger Gebilde hervorwölben, in die sogleich Hautkerne mit hineingeraten. Die beiden Gebilde wachsen sehr rasch, und trifft man sie bei Ech. polymorphus im Larvenstadium, Taf. VIII, Fig. 4, bereits als zwei sich gegenüberliegende, in die Leibeshöhle hineinragende längliche, auf dem Querschnitt annähernd kreisförmige, sackartige Gebilde *L* an, die noch jedes Hohlraumes in ihrem Innern entbehren. Während des Wachstumes vermehren sich bei der genannten Art die Kerne fortwährend auf direkte Weise durch einfachen Zerfall. In dem folgenden Stadium, Taf. VIII, Fig. 8, reichen sie bis in den eigentlichen Körperabschnitt hinab, bis in die Gegend der Geschlechtsorgane.

Die Lemnisken werden von ihrer Entstehung an von einer feinen Membran, die eine Fortsetzung der Membrana limitans ist, die die Haut gegen die Muskulatur der Leibeswand abschließt, umhüllt.

In dem Parenchym der Lemnisken sind noch keinerlei Fasern zu erkennen. Diese entstehen erst zur Zeit, wo sich die Hohlräume bilden. Die Grundsubstanz hat eine zähflüssige oder besser gallertartige Beschaffenheit und zeigt nach Behandlung mit Sublimat ein engmaschiges, unregelmäßiges, netzartiges Gefüge, in dem

die Kerne unregelmäßig verteilt sind. Diese zeigen den verschiedenartigsten Bau. Die Größe der kugeligen Kerne, die mit einem großen, 0,008—0,01 mm Durchmesser messenden Kernkörperchen versehen sind, beträgt 0,016—0,02 mm. Solche Kerne sind in Taf. VIII, Fig. 8 mit *a* bezeichnet. Die Kernkörperchen färben sich tief dunkel und wachsen zugleich mit der Kernsubstanz, bis endlich eine Teilung eintritt und der Nucleolus in eine Anzahl kleiner Körperchen zerfällt, die den Teilstücken des Kernes in der Ein- oder Mehrzahl zugefügt werden. Dann trifft man, wie in *b* dargestellt ist, und weiter in Fig. 25 eine große Anzahl in immer kleinere Tochterkerne zerfallende Kerne nahe bei einander liegend an, denen eine beschränkte amöboide Bewegungsart zukommt.

Sobald die Lemnisken ihre definitive Länge in der Larve erreicht haben, beginnt die Bildung der Hohlräume, indem man einzelne Stellen wahrnimmt, die sich durch ihre Helligkeit von der Umgebung auszeichnen. Diese einzelnen Stellen, welche von Anfang an eine besondere Flüssigkeit zu enthalten scheinen, treten miteinander in Verbindung und stellen so das im einzelnen zu beschreibende Lakunensystem der Lemnisken her. Hand in Hand mit ihnen entstehen Hohlräume in der Haut des Rüssels und da, wo ein Hals vorhanden ist, auch in diesem die Lakunen, die dann sämtlich miteinander durch die von SCHNEIDER entdeckte, an der Basis des Rüssels gelegene, ringförmig verlaufende Lakune in Verbindung treten.

2. Bau des entwickelten Organes. a) Wie Ech. clavaeceps, in vieler Hinsicht auf einer niedrigen Stufe der Entwickelung stehen geblieben ist, so zeigt er auch den einfachsten Bau in Bezug auf die Lemnisken. Ähnlich einfach habe ich nur diese Organe bei den geringelten großen Echinorhynchen gefunden und weiter unten beschrieben.

Die Lemnisken stellen bei dieser Art 2,6 mm lange, auf dem Querschnitt kreisrunde sackförmige Organe vor, die immer denselben Durchmesser besitzend, drei Viertel der ganzen Leibeshöhle durchziehen. Nur eine Lakune im Centrum gelegen und die Lemnisken in ganzer Länge durchziehend — im Endteil blind endend und im Rüssel in die Ringlakune mündend — ist vorhanden. Taf. XIII, Fig. 3 zeigt die eine Lemniske im Zusammenhang mit der Ringlakune *RL*. In Fig. 4, einem Querschnitt durch die Körperwand und die beiden Lemnisken, zeigt diese mit der centralen Lakune durchquert. In Fig. 1 derselben Tafel ist der Verlauf

derselben (*Lem*[1], *Lem*[2]) sowie die centrale Lakune und die beiden Riesenkerne dargestellt. Wie die Entwickelung der Haut bei dieser Art auf einem frühen Larvenstadium stehen geblieben ist, so zeigen auch die Lemnisken die Riesenkerne, wie sie in der Epidermis liegen. Zwei 0,2 mm große, eiförmige Kerne mit einem unregelmäßigen Kernkörperchen liegen derart, daß sie die Lakunen anzufüllen scheinen. Ein Zerfall dieser Kerne tritt niemals ein. Sie sind gleichmäßig bei geschlechtsreifen Männchen wie Weibchen vorhanden. Ein junger Ech. clavaeceps, der mir vorliegt, zeigt gering entwickelte Lemnisken, die aber bereits den einen Kern enthalten, während der andere noch an der Grenze ihrer Entstehung liegt.

Die Lage der beiden Kerne soll nach SÄFFTIGEN derartig sein, daß sie die central gelegene Lakune ausfüllen, in ihr liegen. Sobald man die Lemnisken in situ untersucht, kann man allerdings zu einer solchen Ansicht kommen. Quer- und auch Längsschnitte zeigen aber, daß die Lage der beiden Riesenkerne eine andere ist. Niemals liegen sie in der Lakune, die durch sie aufgetrieben sein müßte, sondern neben derselben. An den Stellen, wo die Riesenkerne sich finden, biegt die Lakune etwas seitlich aus, um später wieder central zu verlaufen. Ein Querschnitt, Taf. XIII, Fig. 16, zeigt dieses Verhalten. Mit *L* ist die Lakune, mit *K* der Kern bezeichnet, der der Lakune eng anliegt und sie halb umringt. Was den Bau der Kerne anlangt, so ist er wechselnd. Das große Kernkörperchen ist bald ein solider Klumpen von netzförmiger Struktur, bald ist das Chromatin peripher gelagert, während der centrale Teil von einer farblosen Flüssigkeit gebildet wird. Fig. 18 zeigt einen Kern mit seinem Kernkörperchen durchschnitten. Hier ist das Chromatin als grobmaschiges Netzwerk angeordnet, von dem aus feine Fortsätze in die Kernsubstanz sich erstrecken, die ihrerseits wiederum in eine innere helle Substanz, die den Nucleolus umschließt, zerfällt, und eine periphere feinkörnige Substanz, die bei stärkster Vergrößerung ungemein fein netzartiges Gefüge erkennen läßt. In dieser peripheren Substanz, die einen undeutlichen zackigen Kontur zeigt, können kleinere Chromatinkörner gelagert sein. Verfolgt man die Schnitte durch die Lemnisken in der Höhe des langgestreckten Kernes weiter, so sieht man, wie streckenweise kleinere, unregelmäßig geformte Lakunen ihn umgeben, die mit der centralen Hauptlakune zusammenhängen. Sie sind mit einer geronnenen, schwach färbbaren Substanz angefüllt, die auch

die Hauptlakune streckenweise erfüllt. In Fig. 18 sind diese Nebenlakunen mit L^1, L^2 gekennzeichnet.

Was nun den Bau der Lemnisken selbst anlangt, so ist die Grundsubstanz derselben, die körnig erscheint, von Fasern durchzogen. Taf. XIII, Fig. 6 zeigt einen Schnitt durch eine Lemniske. In *a* ist diese oberflächlich vom Schnitt getroffen, in *b* aber der Länge nach. Es lassen sich zwei schräge Fasersysteme unterscheiden und drittens Fasern, die mehr radiär verlaufen. Sie liegen ziemlich dicht, und ist die Grundsubstanz zwischen ihnen auf ein geringes Maß reduziert.

Den Lemnisken liegen außen einzelne längsverlaufende Muskelzellen, deren kontraktile Substanz peripher angeordnet ist, an. (*lm* in Fig. 16).

b) Ech. clavula. Diese anatomisch vollständig unbekannte Art, von der nur eine kurze Beschreibung ihres Habitus vorliegt, hat Lemnisken, deren Bau sich eng anschließt an den der vorigen Art.

Während aber der große Kern bei Ech. clavaeceps kugelig oder eiförmig gestaltet ist, zeigt er bei dieser Art eine amöboide unregelmäßige Form.

Die Gestalt der Lemnisken ist auf dem Querschnitt halbmondförmig. Ihre Länge beträgt beim ausgewachsenen Tier 2,5 mm. Der mehrfach gewundene wurstförmige Kern durchzieht das Gebilde und hat eine Länge von 1,6 mm, einen Durchmesser von etwa 0,15 mm. Auf dem Längsschnitt, Taf. XI, Fig. 7, kann seine gewundene Form nur annähernd zur Darstellung kommen. Der Inhalt jedes Lemniskus, der von einer strukturlosen Membran umschlossen wird, zeigt in der gallertartigen zähflüssigen Grundsubstanz nur wenige Fasern. Ein ausgebildetes Kanal- oder besser Lakunensystem fehlt vollständig. Nur am vorderen Ende sind kleine Lakunen vorhanden. Der Kern besitzt keine Membran, sondern ist — wenigstens in den Stadien, auf denen er mir in den Schnittpräparaten vorliegt — amöboid. Seine Konturen sind zackig, da Pseudopodien allerwärts ausgehen (Taf. XI, Fig. 7). Die Kernsubstanz zeigt selbst bei stärkster Vergrößerung kein Netzwerk, sondern nur eine sich gleichmäßig mit Farbstoffen hell färbende Substanz, in der einzelne bald größere, bald sehr kleine, unregelmäßig geformte Chromatinkörnchen liegen, die von einem farblosen Hof umgeben sind (Taf. XI, Fig. 8). Die Zahl dieser

Körnchen beträgt mehrere Hundert. Die größeren unter ihnen scheinen aus den kleineren durch Wachstum hervorgegangen zu sein. Um die Gestaltveränderungen dieser 2 mm großen Kerne während ihrer Funktion zu untersuchen, fehlte leider ausreichendes Material.

Außerhalb der Membran liegen Muskelzellen, so daß jeder Lemniskus von einer Lage längsverlaufender Muskelfibrillen umhüllt wird. Das spitz zulaufende Ende ist durch die hier konvergierenden Muskeln an der Innenfläche der Körperwand befestigt, wie es Fig. 10 zeigt. In gleicher Ebene mit diesen beiden Anheftungsstellen *A* inserieren die Rückziehmuskeln *MRc* des vorderen Körperendes (Musculi retractores corporis anterioris), die an der Grenze des Rüssels und des Körpers ihren Ursprung nehmen. Sobald sich die Muskeln der Lemniskenwand kontrahieren, nimmt das Organ selbst eine gewundene Form an, sind die Muskeln jedoch ausgestreckt, so ist die Gestalt eine dementsprechend gestreckte (Taf. XI, Fig. 10).

c) Ech. proteus (Larve aus Phoxinus laevis und Gammarus pulex). Die Lemnisken dieser Art sind so charakteristisch gebaut und kehren sonst nirgends in ihrem Bau wieder, daß eine Bestimmung der Art allein nach ihrer Form möglich ist. Beim erwachsenen Tier sind die Lemnisken zwei, etwa das Körperdrittel einnehmende, bandförmige Organe. In Taf. XII, Fig. 1 sind sie durch die Körperdecke der Larve hindurch zu erkennen. Diese Organe sind auf 2 Seiten abgeplattet und abgeflacht; ihre Gestalt känn mit der einer Linse verglichen werden. Ein Längsschnitt, dessen Ebene senkrecht zu den abgeflachten Seiten steht, zeigt Folgendes (vergl. Taf. VIII, Fig. 26): Die Grundsubstanz ist auf die Peripherie beschränkt, während die centralen Teile von den Lakunen durchzogen werden. Peripher liegen sämtliche Kerne, die sehr deutlich ein Fasergerüst erkennen lassen. Ein Querschnitt durch das Ende eines Lemniskus, Taf. VIII, Fig. 27, läßt die wandständige Grundsubstanz, die Fasern in den verschiedensten Richtungen durchkreuzen, mit ihren Kernen deutlich von den Lakunen und ihrem geronnenen Inhalt sich abheben. Die helle Membrana limitans, die das ganze Organ außen überzieht, ist mit *M* bezeichnet. Muskelzellen, wie ich sie bei den übrigen Arten der Außenmembran außen aufliegend beschreiben konnte, finden sich nicht vor. Es sind infolgedessen die Lemnisken unserer Art frei beweglich in der Leibeshöhle, und wird es erklärlich, wie

sie bei vollständig ausgestrecktem Hals und Rüssel oft weit in den Hals hinein zu liegen kommen können.

Untersucht man die Lemnisken an geschlechtsreifen Tieren (aus Trutta fario, Länge in ausgestrecktem Zustande 1 cm), so findet man, daß die Grundsubstanz im Verhältnis zu den Lakunen mehr und mehr zurückgetreten ist. Die Kerne lagern in der Regel noch immer peripher, doch trifft man auch solche in der Mitte gelagerte an. Der Bau derselben ist jetzt ein anderer geworden, indem das Fasergerüst sehr gering ausgebildet erscheint, und ein großes Chromatinkörperchen sowie meist ein oder mehrere kleinere vorhanden sind.

d) Ech. haeruca. Verfolgt man die beiden Lemnisken auf Querschnitten von ihrem Ursprung an aus dem Ringkanal des Halses, so erkennt man, wie zunächst eine Lakune sich in sie fortsetzt, um in eine Anzahl kleiner, unregelmäßig verzweigter Kanälchen sich zu verästeln. Sind diese sämtlich mit der geronnenen Inhaltsflüssigkeit erfüllt, so sind sie kaum auffindbar, und es kann auf den Schnittpräparaten scheinen, als wären keine Lakunen vorhanden.

Auf dem Querschnitt (Taf. X, Fig. 2 u. 5) zeigen die Lemnisken eine annähernd eiförmige Gestalt. Ihre Länge beträgt beim ausgewachsenen Tier ungefähr 1 mm. Taf. IX, Fig. 1 zeigt einen Längsschnitt durch das vordere Körperende. Die längsdurchschnittenen Lemnisken *Lem* werden umhüllt von einer strukturlosen Außenhaut, der die Längsmuskelzellen eine Schicht bildend eng aufliegen (vergl. Taf. X, Fig. 9). Mit *lm* sind die Muskelzellen, mit *M* die Membrana limitans, mit *L* die Lakunen bezeichnet. Die feinkörnige Grundsubstanz ist von Fasern durchzogen, die größtenteils von einer Breitseite zur anderen ziehen und sich mannigfach verzweigen. Von großem Interesse sind die Kerne, die in verschiedenster Gestalt auftreten. Vollständig unregelmäßig zerstreut lagern bald einzeln, bald in Trupps, bald peripher, bald centralwärts Kerne, die eine Größe von 0,02 mm erreichen können. Ihre Gestalt kann kugelig, eiförmig oder unregelmäßig zackig sein. Sie sind schwach amöboid beweglich. Diese großen blasigen Kerne enthalten in ihrer nicht tingierbaren hellen Substanz ein schwach entwickeltes Gerüstwerk und stets ein großes und mehrere kleinere Chromatinkörner, die sich durch ihre starke Tingierbarkeit auszeichnen. Außer diesen großen Kernen, Fig. 9 K^1, liegen kleinere Kerne fast immer zu mehreren

zusammen. Ich habe auf Schnitten Anhäufungen von mehr wie zwanzig solchen Kernen gesehen. Teilzustände, das heißt biskuitförmige, in Zerfall begriffene Kerne trifft man hier und da an. In welchen Beziehungen Form und Gestalt dieser Kerne zur Funktion der Lemnisken stehen, sei einer späteren Untersuchung vorbehalten.

Die Muskelzellen, die der Lemniskenwand außen aufliegen, gehören zum System des Retraktors des vorderen Körperendes, wie aus Fig. 2 und 5, Tafel X, hervorgeht. Da die Muskelzellen am freien Ende der Lemnisken konvergieren und sich fortsetzen als Retraktor, so sind sie vollständig festgeheftet an der inneren Körperwand, da ja, wie ich an anderer Stelle besprechen werde, der Retraktor durch die Leibeshöhle läuft, um sich etwa in der Körpermitte zu inserieren. Seine Muskelzellen verstreichen zwischen den Muskeln der Längsmuskulatur der Körperwand. Die Insertionsstelle liegt unterhalb der beiden Punkte, an denen die beiden Retinacula in die Körperwand eintreten.

Die Nervenfasern, die ich in der Wand der Lemnisken, zwischen Muskelfaserschicht und Membrana proprior gefunden habe, beschreibe ich in dem Kapitel über das Nervensystem.

Das Lakunensystem des Halses und Rüssels. An der Grenze des Halses und des Rumpfes findet sich die ringförmige Lakune und hinter derselben eine von LEUCKART [1]) u. a. als Cuticularfalte bezeichnete Bildung, durch welche ein Abschluß der Lakunen des Halses und Rüssels, sowie der Lemnisken von den Lakunen des übrigen Körpers bewirkt wird. Nach LEUCKART's und auch GREEFF's Darstellung soll der Abschluß durch diese Falte nicht ein vollständiger sein. LEUCKART giebt an, am lebenden Tiere einen Flüssigkeitsstrom „deutlich nach vorn über den Basalteil des Halses hinaus verfolgt zu haben", auch ist ihm der „Cuticularring nicht überall gleich solide erschienen." Anderer Meinung ist SCHNEIDER [2]). Er läßt das Lakunensystem des Rüssels und Halses vollständig geschieden sein von dem des hinteren Körperabschnittes. Ich kann nur SCHNEIDER beipflichten und muß die Trennung beider Lakunensysteme für eine vollständige erklären.

Betrachten wir den Längsschnitt durch Rüssel, Hals und vorderes Körperende von Ech. haeruca (Taf. IX, Fig. 1). Mit *S*

1) LEUCKART, Die menschlichen Parasiten, Bd. II, 1876, S. 740.

2) SCHNEIDER, Über den Bau der Acanthocephalen, in: MÜLLER's Archiv, Jahrg. 1868.

ist die Scheidewand bezeichnet, die den Abschluß des Rumpflakunensystems vom Halslakunensystem bewirkt. Diese Scheidewand ist einerseits Fortsetzung der Körpercuticula *C*, welche senkrecht die Epidermis durchsetzt und andererseits übergeht in die Membrana limitans der Haut und die Membran, die die Lemnisken außen überzieht. Eine Durchbrechung dieser Scheidewand erfolgt an keiner Stelle, so daß die Trennung beider Lakunensysteme vollständig ist.

Daß die Lemnisken entwicklungsgeschichtlich eine Fortsetzung der Epidermis darstellen, habe ich oben gezeigt. Daß von der Ringlakune zunächst eine Lakune in jeden Lemniskus eintritt und sich dann entweder teilt in sich verzweigende Lakunen von geringerem Durchmesser, oder aber ungeteilt verläuft, geht aus der gegebenen Darstellung des Baues dieser Organe bereits hervor. Der Ringkanal erscheint stets als das Centralorgan, in dem sich sämtliche Lakunen von Hals und Rüssel vereinigen, während von ihm aus die gesammelte Lakunenflüssigkeit in die Hohlräume der Lemnisken befördert wird.

Das Lakunensystem des Rüssels wie des Halses besteht aus Hohlräumen, die miteinander kommunizierend ein verzweigtes Netzwerk von Lakunen darstellen.

Die Haut des Halses (Ech. proteus) bietet denselben Bau wie im Rumpf, ist nur weniger stark entwickelt. Die Kerne liegen hier in derselben Weise wie dort. Anders ist es im Rüssel. Es fehlen in der Haut des Rüssels bei Ech. clavaeceps die Kerne; bei den übrigen Arten sind sie nur in geringer Anzahl vorhanden (vergl. Fig. 3, Taf. XI, Ech. proteus). Die Lakunen verlaufen zwischen den Haken vielverzweigt, wie die Faden eines Netzwerkes.

Zur Funktion der Lemnisken. Ich finde, daß den Lemnisken zwei Funktionen zukommen, von denen ich die eine zuerst besprechen will in Anschluß an ihre Muskulatur. Beobachtet man junge Echinorhynchen einer beliebigen, aber hinreichend durchsichtigen Art, so kann man sehen, wie — sobald der Rüssel und, falls ein Hals entwickelt ist, auch dieser sich ausstrecken — die Flüssigkeit in den Hautlakunen sich nach vorn zu rasch bewegt, wie das auch für die Flüssigkeit in den vakuolisierten Muskelzellen gilt. Durch die nach vorn drängende Lakunenflüssigkeit wird der eingestülpte Rüssel rascher vorgestülpt, als es sonst der Fall sein würde.

Die Flüssigkeit aber, die in den Rüsseln (und Haut-)Lakunen nach vorn getrieben wird, kann nur aus den Lemnisken und der Ringlakune kommen, die ja gegen das Lakunensystem des Rumpfes abgeschlossen ist. Sie wird aus den Lemnisken hervorgetrieben durch die ihnen anliegende Längsmuskelschicht. Sobald sich diese kontrahiert, werden die Lemnisken komprimiert, und ihre Lakunenflüssigkeit wird nach vorn in die Ringlakune und von da in das verzweigte Lakunensystem des Halses und Rüssels getrieben, die durch den starken Druck sich schneller hervorstülpen müssen. Als Antagonisten wirken beim Einziehen beider die Retraktoren im Rüssel, sowie die an seinem freien Ende sich inserierenden Rückziehmuskeln (Retractores receptaculi).

Es kommt somit den Lemnisken eine gleiche Funktion zu, wie den Ampullen bei den Seesternen. Sie dienen als Pumpwerk bei dem Ausstrecken des Rüssels und als Reservoir für die Lakunenflüssigkeit bei eingestülptem Rüssel. Untersucht man Längs- und Querschnittserien durch das vordere Körperende, so wird man sich noch mehr von der Richtigkeit meiner Darstellung überzeugen, als es allein bei der Betrachtung lebender Tiere möglich sein kann. Es ist diese Wirkungsweise bei Ech. proteus, der einen sehr langen Hals hat, verloren gegangen, da die Lemnisken dieser Art der Muskulatur mangeln und nicht an der Körperwand befestigt sind. Ihr Fehlen erklärt vielleicht die Bildung der Bulla (siehe unten).

III. Abschnitt.

Die Entwickelung und der Bau der Leibeshöhle und Muskulatur.

Die Leibeshöhle entsteht nach der Darstellung Leuckart's [1]) auf einer späten Entwickelungsstufe durch eine Spaltung der Muskelschicht, indem der nach innen gelegene Teil derselben zum Ligament und der Rüsselscheide wird.

Betrachtet man das Entoderm in seiner Entwickelung, so kommt man zu der Überzeugung, daß die das spätere Cölom auskleidende Zellschicht die äußerste periphere Zelllage des Entoderms ist, und daß die Leibeshöhle als Spaltraum zwischen diesem und dem Ligament samt Geschlechtsdrüsen sich anlegt. In Fig. 4, Taf. VI, bildet das Entoderm noch eine solide Zellkugel. Von der

---

1) Leuckart, Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Ein Hand- und Lehrbuch, Bd. II, 1876.

Oberfläche zeigt sich die äußere Zellschicht als aus polyedrischen Zellen bestehend. In Fig. 2a sind die Anlagen des Rüssels *R* wie der Geschlechtsorgane *Ge* bereits zu sehen. Die polyedrischen Zellen sind das Cölomepithel, das jetzt von der Basis des Rüssels an bis beinahe zum hinteren Körperpol sich erstreckt und die schon deutliche Leibeshöhle auskleidet. Ein früheres Stadium zeigt uns Fig. 6 im optischen Längsschnitt. Eine Leibeshöhle ist in diesem Stadium erst im Entstehen begriffen als Spaltraum zwischen den Geschlechtsdrüsen *GE* und der mit *LE* bezeichneten Zellschicht, die, von der Fläche betrachtet, die polyedrischen Zellen zeigt. Diese Zellschicht bildet einen Mantel rings um den mittleren Körperteil der Larve, reicht einerseits bis zur Rüsselbasis, andererseits bis zur Basis des Endapparates des Geschlechtstraktus (Anlage der Bursa oder der Scheide). Diese Zellschicht *GE* ist, wie es die Figur zeigt, nicht aus einer Lage Zellen gebildet, sondern man sieht an einzelnen Stellen mehrere Zellen-Lagen sie zusammensetzen. Nach Leuckart würde sie es sein, die sich spaltete und so die Leibeshöhle erzeugte, indem die nach innen zu gelegene Zelllage die Geschlechtsorgane als Ligament umhüllte.

Von seiner ersten Entstehung an ist die die Leibeshöhle auskleidende Zellschicht ein Epithel, das aus abgeplatteten Zellen sich zusammensetzt, wie es der Längsschnitt Fig. 8, Taf. VI zeigt. Während die Larve in die Länge und Breite wächst, dehnt sich auch die Leibeshöhle aus, die in Fig. 8 schon einen ansehnlichen Hohlraum darstellt. Da die weiteren Veränderungen des Cölomepithels nicht besprochen werden können, ohne zugleich die Entstehung der kontraktilen Substanz zu schildern, so bespreche ich diese in Zusammenhang.

Die Entstehung der Ringmuskulatur der Körperwand (Ech. polymorphus). Die das Cölomepithel zusammensetzenden Zellen, deren abgeplattete Gestalt aus Fig. 15, Taf. VIII erhellt, besitzen einen linsenförmigen, von der Fläche betrachtet kreisrunden Kern mit Kernkörperchen und feinem Netzwerk. Basalwärts, der Körperoberfläche zugekehrt, scheiden die einzelnen Zellen kontraktile Substanz in Gestalt von feinen Fibrillen aus, die ringförmig verlaufen und auf dem Längsschnitt durch die Cölomwand querdurchschnitten anfangs als Punkte auftreten oder feine Linien, indem die Fibrillen in einer Reihe, diese wieder parallel zu einander stehen. Ein Flächenbild der einzelnen Muskel-

fasern zeigt Fig. 13, Taf. VIII. Je ein solches fein gestreiftes Band gehört zu einer Cölomzelle und bildet mit ihr die Muskelzelle. Da nun diese Muskelzellen zugleich ihre Lagerung beibehalten, den epithelialen Verband nicht aufgeben, haben wir sie als Epithelmuskelzellen zu bezeichnen.

Untersuchen wir diese Muskelzellen, die aus der Bildungszelle mit der einseitig ausgeschiedenen kontraktilen Substanz bestehen, zu einer späteren Entwickelungsperiode, so überrascht das Wachstum sowohl der Zellen des Enterocöls als das der Fasern selbst. Die Leibeshöhlen-Epithelzellen haben sich mächtig vergrößert. Sie treten mit ihrem Zellleib, welcher einen kugeligen Kern nebst Kernkörperchen trägt, in Fig. 16, Taf. VIII in einer Schicht gelagert hervor. Je eine Muskelfaser gehört zu einer Zelle. Die kontraktile Substanz ist in Gestalt von Bändern vorhanden, welche eine deutliche Längsstreifung zeigen. Jede Muskelzelle ist jetzt aus einer Anzahl von Fibrillen zusammengesetzt, wie bereits an der lebenden Zelle zu erkennen ist. Diese Muskelfasern zeigen sich deutlich gegeneinander abgesetzt. Was die Kerne der Muskelzellen anlangt, so sind diese von bläschenförmiger Gestalt und tragen einen großen Nucleolus, von welchem aus sich feinste Fäserchen, die sich verzweigen, zur Kernmembran ziehen.

Während der weiteren Entwickelung tritt eine größere Sonderung der einzelnen Muskelfasern mit ihren Zellen auf. Waren im ersten Stadium Fibrillen erkennbar, welche eine neben der anderen verliefen, so daß man nicht immer genau angeben konnte, wie viele solcher Fibrillen auf Rechnung einer Zelle kamen, so ist dies in dem oben beschriebenen Stadium eher der Fall, wo eine Gruppe von Fibrillen eine Muskelfaser bildet, und noch mehr bei den weiteren Entwickelungsstufen. Indem neue Fibrillen abgeschieden worden sind, hat die in einer Fläche bandartig gelagerte kontraktile Substanz sich gefaltet und so die Bildungszelle seitlich umfaßt. Zu gleicher Zeit wird ein feines Häutchen erkennbar, das die Fibrillen außen überzieht und auch die Zelle überkleidet, das Sarkolemm.

Untersuchen wir das Cölomepithel im Halsteil, so sehen wir hier die einzelnen Zellen deutlicher voneinander getrennt. Die Marksubstanz oder besser der Rest der Bildungszelle, der sich nicht zu Fibrillen differenziert hat und den kugeligen Kern trägt, ragt kuppelförmig in die Leibeshöhle hinein. Auch sind die Fibrillen in größerer Anzahl vorhanden.

Wollen wir die Ringmuskelschicht in ihrer weiteren Entwicke-

lung verfolgen, so müssen wir dieselbe beim jungen Tier betrachten, da aus dem soeben beschriebenen Stadium der fertige Zustand hervorgeht. Zwei Veränderungen sind hauptsächlich mit der Muskelzelle vorgegangen, nämlich Zunahme der Fibrillen und Wachstum der Muskelkörperchen.

Echinorhynchus proteus. Sobald die Geschlechtsprodukte in der Larve ausgebildet sind, trifft man auf die erste Anlage der Ringmuskulatur (Fig. 9, Taf. VI). Dieselbe tritt auch in Gestalt einer Lage feiner, parallel zu einander verlaufender, ringförmiger, dicht gedrängt stehender Fibrillen auf, welche von den Zellen des Leibeshöhlenepithels ausgeschieden worden sind. Auf einem Längsschnitt durch eine Larve (Fig. 9, 10, Taf. VI, Fig. 1, Taf. VII) sind diese Fibrillen durchquert. Sie sind nur auf der der Körperoberfläche zugewendeten Seite abgeschieden worden. Jede Zelle, welche Muskelfibrillen erzeugt hat, bleibt in ihrem epithelialen Verband als Cölomzelle, wir haben es mithin mit Epithelmuskelzellen zu thun. Während die Larve wächst, machen diese Zellen eine Reihe von Veränderungen durch, indem sie ebenfalls an Größe zunehmen. Bei der jungen Larve sind die Zellen abgeplattete, von der Fläche betrachtet sechseckige Gebilde, deren runder Kern ebenfalls abgeplattet ist (Fig. 1, Taf. VII). Auf dem Stadium, wo in der Larve die amöboiden Riesenkerne zerfallen, besitzen die Cölomzellen eine kubische Gestalt, indem nicht nur ihre Zellsubstanz, sondern auch ihr Kern gewachsen sind (Fig. 20, Taf. VI). Die Zellsubstanz hat ein fein granuliertes Aussehen, während die Zellgrenzen vorhanden, aber schwer sichtbar sind. Der kugelige Kern birgt ein großes Körperchen von kreisrunder Gestalt. Zu jeder Zelle gehört eine gewisse Anzahl von Fibrillen. In einem folgenden Stadium haben die einzelnen Zellen bereits die später charakteristische Gestalt angenommen, sie haben eine blasige Gestalt. Vor allem fällt jetzt auf, daß nicht mehr wie früher ein kontinuierliches Cölomepithel vorhanden ist, sondern daß die einzelnen Zellen auseinander gewichen sind und zwischen ihnen Lücken, bald größere, bald kleinere, entstanden sind. Das rührt daher, daß einzelne Zellen den Verband verlassen haben, um sich vor denselben zu lagern und die Längsmuskulatur zu bilden, und daß bei dem weiteren Längen- und Dickenwachstum der Larve die Muskelzellen sich nicht vermehrt haben. So erhält man Bilder, wie in Fig. 21, Taf. VI eins wiedergegeben ist. Dabei haben die Muskelzellen mit ihrem Kern, der ein deutliches Kern-

gerüst zeigt, sich zu spindeligen Zellen umgewandelt, indem sie sich flächenhaft ausbreiten. Auf dieses Stadium folgen dann die Bildungen, wie sie das erwachsene Thier zeigt.

Die Muskelzellen der Echinorhynchen zeichnen sich durch die stark vergrößerte Markschicht aus, in der stets ein Netzwerk vorhanden ist, dessen Maschen von einer wasserhellen Flüssigkeit erfüllt werden. Diese Vakuolisierung der Muskelzellen veranschaulicht Fig. 20, Taf. VIII. Sie beginnt bei Ech. polymorphus, kurz nachdem die Larve in ihren definitiven Wirt übergeführt ist. Die innerhalb des Sarkolemm bisher gleichmäßig ausgebreitete Zellsubstanz zeigt Ansammlungen einer Flüssigkeit, so daß bei weiterem Wachstum die Zellsubstanz nur um den Kern dichter angehäuft ist, während sie sonst pseudopodienartig die mehr und mehr zunehmende Flüssigkeit durchsetzt und einen oberflächlichen Belag unterhalb des Sarkolemms bildet. Endlich ist selbst um den Kern nur eine geringe Menge von Zellsubstanz vorhanden und diese selbst zu einem Netzwerk umgewandelt.

Die Entstehung der Längsmuskulatur. Die Larve von Echinorhynchus polymorphus besitzt beim Verlassen ihres Zwischenwirtes nur Ringmuskelfasern in der Körperwand, welche von dem Cölomepithel gebildet worden sind und mit ihnen dauernd in Verbindung bleiben, so daß wir hier Epithelmuskelzellen vor uns haben, wie ich dies alles beobachten konnte und oben beschrieben habe.

Die Entwickelung der Längsmuskelfasern der Körperwand konnte ich zuerst bei Ech. proteus beobachten. Durch eine Unmenge dieser Eier, welche ich immer von neuem an Gammarus pulex verfütterte oder bereits in ihnen auffand, kam ich in Besitz der ganzen vollständigen Entwickelungsreihe. Ich traf einmal Larven an, bei denen die Haken am Rüssel bereits zu erkennen waren, aber noch keine Längsmuskelfaser. Bei anderen älteren Larven traf ich aber Folgendes: einzelne der Cölomepithelzellen, welche sich an der Bildung der Ringmuskelfaserschicht nicht beteiligt hatten, scheiden aus dem Epithelverband aus. Eine solche Zelle ist in Fig. 20, Taf. VI mit *c* bezeichnet. Diese Figur stellt ein Stück der Körperwand der Länge nach durchschnitten dar. Andere Zellen, deren Kerne mit deutlichem Kernkörperchen stark hervortreten, liegen bereits außerhalb des Epithels, während wiederum andere an zwei Polen — ihre Gestalt war somit eine spindelige — in die Länge gewachsen waren. Diese Zellen sind, wie nun noch

ältere Larven zeigen, die Längsmuskelzellen. Daß auch bei den Larven anderer Echinorhynchen-Arten die Bildung der Längsmuskelfasern von seiten der Cölomzellen geschieht, kann ich mit Sicherheit behaupten.

Die Ringsmuskulatur der Körperwand beim ausgebildeten Tier.

1. Echinorhynchus haeruca. Wir sahen, daß die Bildungszellen der Ringmuskelfasern die die Leibeshöhle auskleidenden Epithelzellen waren und daß diese auch, wenn die Fasern sich vergrößert haben, noch ihre epitheliale Lagerung beibehalten haben. Beim erwachsenen Tier treffen wir nach innen von der Ringmuskulatur längsverlaufende Muskelfasern an, deren Bau ich unten schildere. Somit wird jetzt die Auskleidung des Enterocöls nicht mehr von den Ringmuskelfasern besorgt. In Fig. 3, Taf. IX ist ein Längsschnitt und in Fig. 4 derselben Tafel ein Querschnitt durch die Körperwand dargestellt. Auf dem Längsschnitt sehen wir die Ringsmuskelfasern quer durchschnitten. Dem Cölom zugewendet liegt die kontraktile Substanz der Muskelzelle. Das Muskelkörperchen, die Bildungszelle, welche in früheren Stadien eine Enterocöl-Epithelzelle war, ist spindelig ausgezogen und durch einen blasigen Zellleib charakterisiert, in welchem ein 0,01 mm großer Kern liegt.

Die Muskelfibrillen sind in der Weise eingefaltet, daß sie bei großen Tieren einen Teil der Bildungszelle abgeschnürt haben und die letztere aber noch immer den Fibrillen frei aufliegt. Die einzelnen Muskelfasern sind untereinander durch Seitenzweige in Verbindung getreten, indem sie bei der Isolierung troz ihres parallelen Verlaufes den Anblick eines Netzwerkes bieten.

Untersucht man Muskelfasern auf Schnitten, so bekommt man ein Bild, wie ich es in Fig. 2 von einer Längsmuskelzelle wiedergegeben habe. Das Muskelkörperchen mit dem ovalen Kern zeigt einen blasigen Bau. Der Kern wird suspendiert von einem Netzwerk, welches eine Zusammensetzung aus Maschen oder vielleicht Waben besitzt. Die Maschen sind bald größer, bald kleiner. Die Form dieser Zelle haben wir uns aus der früheren Gestalt in der Weise entstanden zu denken, daß wir eine fortschreitende Vakuolisierung annehmen, wobei die Zellsubstanz endlich nur noch in Gestalt eines Netzwerkes in der aufgetriebenen Zelle vorhanden ist. Sobald man frische Muskulatur mit Osmiumsäure behandelt und sie nachträglich in Glycerin untersucht, erkennt man, daß

die Muskelzellen in den Maschen ihrer nicht zu Fibrillen umgewandelten Substanz sich mit Osmium schwärzende Fetttröpfchen führen. Diese Tröpfchen sind glashell, stark lichtbrechend an der lebenden Muskelzelle. Wird diese aber mit Sublimat und Alkohol in Berührung gebracht, so verschwinden sie, und es bleibt nur das Maschenwerk zurück.

Ein Teil der Längsmuskelzelle nach Osmiumbehandlung ist in Fig. 8, Taf. IX abgebildet. In welcher Menge diese Fetttropfen, von denen einige isoliert Fig. 12 wiedergiebt, vorkommen und die Bildungszelle erfüllen, zeigt die Längsmuskelzelle Fig. 8. Der Zellkern ist eiförmig und besitzt einen Nucleolus. In dem Kernsaft ist entweder ein Netzwerk von sehr feiner Beschaffenheit nachweisbar, oder aber es erscheint der ganze Kerninhalt grob gekörnt, wie es Fig. 7, Taf. IX zeigt, und ist ein netzförmiger Bau schwer erkennbar.

Die Längsmuskulatur der Körperwand wird beim erwachsenen Tier durch eine Schicht untereinander verzweigter Muskelzellen gebildet, die eine spindelig lang ausgezogene Gestalt haben. Der Kern liegt in einer Anschwellung der Zelle in ihrer Mitte. Die kontraktile Substanz ist rings auf der Oberfläche der Cölomzelle ausgeschieden und umhüllt diese wie ein Mantel (Fig. 2, 3, Taf. IX). Man kann in der Muskelzelle die axiale Markschicht von der oberflächlichen Rindenschicht unterscheiden. Eine querdurchschnittene Längsmuskelzelle *ls* giebt Fig. 4, Taf. IX wieder. Das Sarkolemm, das die Fibrillen überkleidet, ist ein feines, dünnes, strukturloses Häutchen. Sind die Fetttropfen aus der Markschicht entfernt, so zeigt diese einen maschigen Bau. Der Teil, welcher den Kern umgiebt, ist besonders abgesetzt von den in den Enden der Muskelzelle eingeschlossenen Abschnitten. Der Zellkern besetzt einen Durchmesser von 0,03 mm und schließt einen oder mehrere Kernkörperchen ein, die in dem engste Maschen bildenden Kerngerüst aufgehoben sind. Einen abweichenden Bau zeigen die beiden in der Nähe des Lemniskenursprunges gelegenen Längsmuskelzellen der Körperwand, indem bei ihnen der Kern in der blasig hervorgewölbten Markschicht liegt, die die Fibrillenschicht gleichsam durchbrochen hat. Der Kern liegt bei diesen Zellen dem einen Ende genähert, nicht wie bei den übrigen in der Mitte.

Die Muskulatur von Ech. haeruca ist von KÖHLER [1]) näher

1) KÖHLER, Documents pour servir à l'histoire des Echinorhynques, in: Journal de l'anatomie et de la physiologie, Jahrg. 23, 1887.

beschrieben worden, dessen Darstellung ich, was die Ringsmuskelzellen anlangt, beistimme. Er unterscheidet an jeder Ringsmuskelzelle zwei Regionen, eine äußere fibrilläre und eine innere aus nicht verändertem Protoplasma nebst Kern bestehende. Bei den Längsmuskelfasern soll aber die kontraktile Substanz sich in einzelne Punkte der Zelle, sei es entweder außen oder innen, gelagert haben, indem immer eine Anzahl Fibrillen so zusammenstehen, daß sie Gruppen von Cylindern bilden, deren Inneres von einem Teil der Bildungszelle eingenommen wird, eine Ansicht, der ich nicht beipflichten kann.

2. Echinorhynchus proteus. Über den Bau der ausgebildeten Muskelfaser liegen mehrfache Untersuchungen vor, und ich habe — was ich bei der Schilderung ihrer Entwickelung nicht nötig hatte — Litteraturangaben zu berücksichtigen. Besonders sind es die Arbeiten von Säfftigen und Köhler, welche in letzter Zeit die Muskulatur schilderten.

Mit Säfftigen's Angaben kann ich mich nicht für alle Arten befreunden. Nach der Darstellung dieses Autors kann man die Muskelschichten als Syncytien betrachten. Das Muskelgewebe läßt er bestehen aus einer fibrillär differenzierten Substanz, die peripher gelagert eine Markschicht — aus netzartigem Protoplasma, in deren Hohlräumen Muskelflüssigkeit enthalten ist — und endlich einem strukturlosen Sarkolemm bestehen. Es würde demnach die Muskelfaser einen hohlen Cylinder darstellen, in dessen Centrum die Markschicht liegt, und nur da, wo der Zellkern liegt, soll diese Markschicht die Fasermasse, welche der Leibeshöhle zugekehrt ist, durchbrechen, und hier soll „der Markbeutel“ heraustreten. Es ist der Bau der Muskelfaser im Allgemeinen ein anderer als ihn Säfftigen schildert.

Als Ausgangspunkt in meiner Darstellung weise ich auf das erste Auftreten der kontraktilen Substanz in der Larve hin, auf die Epithelmuskelfaser, das heißt, die Fibrillen sind einseitig, und zwar auf der der Leibeshöhle abgewendeten Seite ausgeschieden worden. Sie bleiben auch beim erwachsenen Tier einseitig ausgeschieden, niemals liegen sie rings um die Bildungszelle.

Die Ringsmuskelschicht bildet eine zusammenhängende Schicht von Muskelzellen, welche untereinander verzweigt sind. Dadurch sind bei unserer Art Anfang und Ende der Zellen unkenntlich geworden. Die Fibrillen selbst sind nicht mehr, wie es

bei der Larve der Fall war, in einer Reihe, eine parallel dicht neben der anderen, angeordnet, sondern indem immer neue kontraktile Substanz in Gestalt von Fibrillen abgesondert worden ist, sind diese in Bündel zusammengetreten. Fig. 13, Taf. VII zeigt von einem Längsschnitt durch die Körperwand die durchquerte Ringsmuskulatur. Mit *rm* sind die bündelweise angeordneten Fasern, mit *z* die in der Mitte durchquerte Bildungszelle bezeichnet, mit dem Kern und seinem großen Nucleolus. Zu einer Bildungszelle (Cölomepithelzelle) gehören mehrere Fibrillenbündel. Die übrigen dargestellten Zellen sind mehr an den Enden durchschnitten, so daß die zugespitzten Bildungszellen hier vom Schnitt getroffen sind.

Die Bildungszellen, das heißt die ursprünglichen Cölomepithelzellen, sehen wir auch hier, nachdem die Larve in den Darm des definitiven Wirtes gelangt ist, sich vergrößern, indem sich in der Zellsubstanz Flüssigkeit ansammelt und auf solche Weise diese auf die Form eines Netzwerkes zurückgedrängt wird. In den Maschen desselben wird Fett in Gestalt von größeren und kleineren Tröpfchen abgelagert. Es dienen also auch hier die Muskelzellen als Sammelorgane für Nahrung, welche bei der Bereitung der Geschlechtsprodukte mit verbraucht wird. Darüber spreche ich in einem besonderen Abschnitt.

Die Längsmuskulatur entsteht auch bei dieser Art später als die Ringsmuscularis. Es scheiden, wie ich dies geschildert habe, Cölomzellen aus dem epithelialen Verband aus und legen sich vor die ringförmig verlaufende Muskelschicht samt deren Bildungszellen (Fig. 20, Taf. VI) und wachsen zu Spindelzellen aus. Auf der äußeren, das heißt der der Körperoberfläche zugewendeten Seite werden die längsverlaufenden Fibrillen gebildet. Während der weiteren Entwickelung wird nun der Abstand zwischen Rings- und Längsmuskelschicht größer und größer, und es geschieht die Verbindung zwischen beiden durch Fäden, welche sich von Sarkolemm zu Sarkolemm erstrecken. Der Querschnitt durch die Körperwand, Fig. 16, Taf. VII, zeigt diese in großer Anzahl vorhandenen Verbindungsfäden; noch deutlicher sind sie auf einem Längsschnitt erkennbar, Fig. 14, Taf. VII, welcher durch die Körperwand eines 2 cm langen (ohne Rüssel und Hals) Ech. proteus geführt ist. Hier sind die Fäden oft baumförmig verzweigt. Eine in Drittelalkohol (dann Glycerin) isolierte Längsmuskelfaser ist in Taf. VII, Fig. 15 abgebildet. Die Bildungszelle liegt den Fibrillen auf und ist von langgestreckter

spindeliger Gestalt. Im Centrum liegt da, wo die Spindel ihre größte Breite erreicht hat, der 0,03 mm große Zellkern, der in seiner feingranulierten Substanz einen großen und eine wechselnde Anzahl kleiner Nucleoli birgt. Der blasige Bau der Zelle erklärt sich durch die Vakuolisation und die Einlagerungen von Fettkörnern, welche durch Alkohol entfernt sind. Um den Kern ist das Plasma von feinerer Beschaffenheit, indem in dessen unmittelbarer Umgebung keinerlei Einlagerungen liegen.

Die Anordnung der kontraktilen Substanz ist bei den Längsmuskelzellen folgende. Auf dem Querschnitt (Taf. VII, Fig. 16) treffen wir die Fibrillen zwar nur in der Mitte der Zelle (*s*) in einer Lage angeordnet. Thatsächlich jedoch hat die Zelle in ihren beiden Endabschnitten Fibrillen rings auf ihrer Oberfläche abgeschieden, und nur da, wo in der Mitte der Zelle der Kern in einem blasig angeschwollenen Abschnitt liegt, ist die Bildung von Fibrillen unterblieben, und so ragt der den Kern tragende Teil frei in die Leibeshöhle hervor, wie es SÄFFTIGEN bereits beschrieben hat (Taf. VII, Fig. 13 *lm*). In Fig. 16 ist der Fibrillen nur auf seiner unteren Seite tragende Abschnitt der Zelle dargestellt, während bei *a* das Ende mit den Fibrillen beginnt. Einen Querschnitt durch letzteren zeigt Taf. VII, Fig. 16 in *b*, während in *c* der freie mittlere Teil kurz vor seinem Ende durchquert dargestellt ist.

3. Ech. acus. Die Muskelzellen der Ring- wie Längsmuscularis sind nach demselben Schema gebaut. Die kontraktile Substanz ist einseitig abgeschieden. Die Bildungszelle ragt mit ihrem großen blasigen Kern, der in der aufgetriebenen Mitte liegt, in die Leibeshöhle hinein (Taf. XI, Fig. 1 *lmf*). Ganz besonders ist diese Art geeignet, die Massen von Fetttropfen zu demonstrieren, die in der Muskelflüssigkeit angehäuft sein können. Taf. XI, Fig. 2 zeigt ein Stück einer Längsmuskelzelle mit den schollenartigen, in Überosmiumsäure geschwärzten Fetttropfen.

4. Ech. clavula. Eine enorme Ausbildung zeigen die Muskelzellen dieser Art. Wie der Längsschnitt durch die Körperwand Taf. XI, Fig. 15 zeigt, ist die kontraktile Substanz auf einer Fläche der Zellen abgeschieden und tritt an den durchquerten Zellen in Gestalt einer Streifung auf (*rm*). Das Netzwerk das die Zellsubstanz durchzieht, ist sehr deutlich. Es tritt besonders an isolierten Zellen (Taf. XI, Fig. 11) schön hervor. Mit *mk*

---

1) SÄFFTIGEN, a. o. O.

ist der 0,04 mm große Kern mit seinen mehreren Kernkörperchen, mit *S* das Sarkolemm bezeichnet. Diese Längsmuskelzellen gleichen in ihrem Habitus vollständig den Muskelzellen der Nematoden.

Die Längsmuskulatur in der Rüsselscheide.

Die Retraktoren der Rüsselscheide (M. retractores receptaculi pro boscidis) und des vorderen Körperendes. Die Muskulatur in der Rüsselscheide kann man in ihrer Bildung an jungen Larven verschiedener Größe verfolgen. Man trifft dieselbe im ersten Stadium als Zellen mit großem, ovalem Kern und konstant einem Kernkörperchen an, welche an zwei Polen in die Länge gewachsen sind. Diese Zellen (Taf. VI, Fig. 19), welche da, wo der Kern liegt, ein wenig aufgetrieben sind, lassen alsbald eine oberflächliche feine Streifung erkennen, welche parallel der Längsachse der Zelle verläuft. Auf dem Querschnitt durch eine solche Zelle überzeugt man sich, daß die Streifung von den ersten Fibrillen herrührt, welche auf der Oberfläche der Zelle wie ein Cylindermantel gebildet worden sind. Wächst die Zelle, wobei sich der Zellkern ebenfalls mächtig vergrößert, so treten die Längsfibrillen immer deutlicher hervor, wie Fig. 1, Taf. IX von einem erwachsenen Ech. haeruca zeigt. Wurde bei der Muskulatur der Körperwand die kontraktile Substanz einseitig ausgeschieden, so wird sie hier somit allseitig, gebildet und die Bildungszelle liegt schließlich central. Auch bei diesen Muskelzellen läßt sich bei ihrem weiteren Wachstum ein äußerst feines, dünnes Sarkolemm nachweisen, sowie dieselbe Vakuolisation, wie sie in den Muskelzellen der Körperwand geschildert wurde. Fig. 11, Taf. IX, zeigt die durchquerten Zellen der Rüsselscheide. Die Fibrillen treten, peripher gelagert, in Gestalt einer Streifung auf, indem jeder Streifen aus einer Anzahl Fibrillen besteht, die in einer Linie angeordnet stehen. Bei der einen der durchquerten Muskelzellen ist der Zellkern in der Mitte der Zelle gelegen zu sehen. Er wird durch das netzförmig angeordnete Zellplasma aufgehangen, welches in seinen Maschen dieselben Fetttropfen enthält, wie ich sie bereits bei Besprechung der Ringsmuskulatur der Körperwand geschildert habe. Ein großer, kugeliger bis ovaler Kern mit einem Nucleolus und Kernnetz liegt in der ungefähren Mitte der Zelle. Hier besitzt die Zelle eine spindelige Anschwellung, wie es besonders Fig. 3 und 5 zeigen. Bei der jungen Larve im Stadium Fig. 10, Taf. VI, wird der Retraktor aus vier Zellen gebildet,

die noch nicht mit einander durch Verzweigungen verbunden sind. Daß diese Zellen die Rüsselscheide durchbrechen und sich mit den Zellen des Retraktors der Scheide verbinden, ist bereits an älteren Larven nachweisbar.

Die Rückziehmuskeln *R* der Rüsselscheide, die entweder paarig sind oder, wie bei Ech. haeruca einen Muskel darstellen, entstehen durch zwei Zellen, die im Larvenstadium (Taf. VIII, Fig. 5, Taf. VI, Fig. 10, mit *MR* bezeichnet), an ihrer Fläche inserieren, um die Leibeshöhle zu durchziehen und sich an der Körperwand zu befestigen, wo sie sich zwischen den Längsmuskelzellen verlieren. Sie sind wie die Rüsselretraktoren gebaut, d. h. die Fibrillen liegen der langgestreckten Zelle allseitig auf. Die Markschicht zeigt denselben Bau wie er oben an den übrigen Zellen geschildert wurde.

Bei allen Arten ist eine besondere Muskulatur vorhanden, die es ermöglicht, das vordere Körperende mit Hals und Rüssel eine Strecke weit in das Körperinnere zurückzuziehen. Es ist das der von LEUCKART als Lemniskenmantel beschriebene Längsmuskelapparat. Ein Querschnitt durch das vordere Körperende von Ech. haeruca (Taf. X, Fig. 2) zeigt diesen ringförmigen Muskel, wie er die Lemnisken auf ihrer Oberfläche rings umgreift. Er setzt sich aus vielfach unter einander verzweigten Längsmuskelzellen zusammen, deren kontraktile Substanz allseitig oberflächlich ausgeschieden worden ist, so daß die Bildungszelle von den Fibrillen wie von einem Mantel umhüllt wird. Diese Längsmuskelzellen inserieren einerseits an der Grenze von Rüssel (oder Hals) und Körperteil in gleicher Höhe mit den Lemnisken. Fig. 10, Taf. XI giebt einen Längsschnitt durch das vordere Körperende von Ech. clavula wieder; rechts geht der Schnitt durch einen Lemniskus, links hat er den Muskel *MRc* getroffen, der stark verkürzt ist, indem durch seine Wirkung das vordere Körperende stark nach innen eingestülpt worden ist. Er inseriert bei dieser Art gleich unterhalb des Lemniskenendes, während er bei anderen Arten, wie Ech. haeruca, eine lange Strecke die Körperwand durchzieht. Seine Insertion an dieser bildet einen Kreis, er setzt sich also nicht in zwei Enden ausgezogen fest, wie es für Ech. gigas und Ech. angustatus (SÄFFTIGEN) gilt.

IV. Abschnitt.

Der Rüssel und die Rüsselscheide.

1. Anlage der Rüsselscheide und des Rüssels. Die erste Anlage des Rüssels ist sehr frühzeitig zu erkennen. Er entsteht wie die Rüsselscheide aus dem Entoderm. Bereits kurz nachdem das Ei in seinen Zwischenwirt übergeführt worden ist und von den Entodermzellen eine periphere Schicht zu erkennen ist, die zum Leibeshöhlenepithel wird, treten am vorderen wie hinteren Ende Zellen durch ihren großen Kern hervor, die die erste Anlage des Rüssels sowie den Endapparat der Geschlechtsorgane darstellen. Fig. 4, Taf. VI, zeigt den Entodermzellhaufen einer jungen Larve von Ech. proteus. Mit *R* sind die beiden großen Zellen am vorderen Körperende bezeichnet. Auf einer etwas weiter entwickelten Stufe (Fig. 6) sehen wir den Rüssel *R* am vorderen Ende der Entodermzellen mit den beiden großen Kernen. Die erste Anlage ist solid und zeigt sich als eine fein granulierte Plasmamasse in Gestalt eines Cylinders, der offenbar von den beiden Endzellen wie benachbarten Zellen durch Verschmelzung der Zellsubstanz hervorgegangen ist. Das Ende des Rüssels markieren eine Anzahl, wahrscheinlich nicht mehr als acht, Zellen, die in einer Linie liegen, sowie eine weitere Zahl unregelmäßig gelagerter Zellen. Unterhalb derselben treffen wir eine Anhäufung von Zellen, die Ganglionanlage. Die Rüsselscheide wird durch rings um den Rüssel liegende Zellen *rs* in Fig. 6 gekennzeichnet, die eine Art Bedeckung, einen Mantel vorstellen.

Ein weiteres Stadium (Taf. VI, Fig. 9) zeigt die Scheide um den Rüssel, der sich eingestülpt in letzterer anlegt, deutlicher ausgebildet. Die mit *Z* bezeichneten Zellen sind die Erzeuger der Rüsselretraktoren, die rings den in der Bildung begriffenen central gelegenen Rüssel umgeben. Ihre Zellsubstanz zeigt sich in eigenartiger Weise nach vorn in einen Fortsatz ausgezogen. Ein Teil dieser Zellen entwickelt sich erst in einer späteren Zeit zu den Retraktoren. In Fig. 9, Taf. VII, treten diese verschiedenen Zellen noch deutlicher hervor. An der Spitze sind auf dem Schnitt drei der großen Kerne mit ihrem kugeligen Kernkörperchen getroffen, deren Zellsubstanz den centralen Teil der Rüsselanlage bildet, während unterhalb derselben kleinere Zellen lagern, die die peripheren Lagern bilden. Mit *ms* sind die Zellengruppen gekennzeichnet, die zur Bildung des Retraktors verwendet werden. Mit *aWs* ist

eine Zelle in der Wandung der Rüsselscheide bezeichnet, diese bildet jetzt einen vollständigen Mantel um Rüssel und Ganglion. In der Tiefe der Rüsselscheide liegen Zellen *s*, die zur Bildung derselben ebenfalls in Beziehung stehen, indem sie an dieser Stelle die Wandung erzeugt haben. Die Rüsselscheide ist überhaupt aufzufassen als eine Summe von Zellen, deren flächenartig ausgebreitete Zellleiber an der der Leibeshöhle zugekehrten Fläche Muskelfasern ausgeschieden haben. Mit *aWs* ist eine Anzahl weiterer Bildungszellen der äußeren Scheide bezeichnet.

Betrachten wir diese Verhältnisse auf einem Querschnitt unter Zugrundelegung des Querschnittsbildes Fig. 21, Taf. VIII, so ergiebt sich, daß die Rüsselscheide bereits aus zwei Schichten besteht *aW* und *iW*; die äußere Wandung ist sehr schwach ausgebildet. Sie entsteht als Auflagerung auf der inneren Wandung von seiten der mit *aW* (Fig. 22) bezeichneten Zellen. Mit *Nm* ist die Fasermasse des durchquerten Medianerves, mit Nla^1 und Nla^2 die der Lateralnerven hervorgehhoben. Die mit *lm* bezeichneten Längsmuskelfasern sind Ech. proteus eigentümlich. Beim ausgebildeten Tiere besitzt der hohle Rüssel eine innere Längsmuskelschicht, die nicht allen Arten zukommt.

Ein Querschnitt durch die Rüsselscheide in der Gegend des Ganglions ist in Fig. 22 wiedergegeben. Die großen Ganglionzellen mit dem centralwärts gelegenen Fasergeflecht, das sich in die beiden von dem Schnitt an ihrer Ursprungsstelle getroffenen hinteren Lateralnerven fortsetzt, erfüllen das Innere der doppelwandigen Scheide. Die äußere Wandung *aW* wird von flächenartig ausgebreiteten Zellen, von denen zwei dargestellt sind, gebildet, indem die kontraktile Substanz in Gestalt schräg verlaufender Muskelfasern außen abgeschieden wird. Die innere Wandung ist bereits weiter entwickelt, indem sich die Muskellage bereits deutlich von den Bildungszellen — eine solche ist mit *iWz* gekennzeichnet — absetzt.

Auf dem späteren Larvenstadium sind die beiden Wandungsschichten stärker ausgebildet, indem die Rüsselscheide sehr in die Länge wächst, sobald sich der lange Halsteil (Ech. proteus) anlegt.

2. Die allmähliche Ausstülpung des Rüssels und die Bildung der Hakenwurzeln. Wenn man den Rüssel beim erwachsenen Tier betrachtet (Taf. IX, Fig. 1), so sieht man, wie seine äußere Wandung von der Haut, dem Ektoderm gebildet

wird. In der bis jetzt von mir gegebenen Darstellung legt sich aber der Rüssel entodermal an. Wie sich das zusammenreimt werde ich sogleich darthun und bemerke nur im voraus, daß die eigentümliche Entwickelungsweise des Rüssels unter Zugrundelegung von Schnittserien durch die verschiedensten Entwickelungsstadien untersucht werden muß.

Zur Zeit, wo die Riesenkerne in der Haut ihre vielverästelte Form (Taf. VI, Fig. 10), in der sie Amöben ähneln, angenommen haben, läßt sich im Innern der noch soliden Rüsselanlage die erste Bildung des die Haken erzeugenden Gewebes erkennen. Dieses Gewebe tritt uns am deutlichsten vor Augen, wenn die solide zapfenförmige Rüsselanlage sich beginnt haubenartig auszustülpen. In Fig. 11, Taf. VII, ist der Rüssel *R* dargestellt, wie er bereits sich ein weites Stück ausgestülpt hat. Mit *G* ist seine ausgestülpte, den noch eingestülpten Teil wie eine Haube bedeckende Wandung bezeichnet. Dieser Wandung liegen auf außen kleine Höcker, die ersten Anlagen der Haken, ihre Bulbi. Der mit R^1 bezeichnete Teil der Haut wird zur Haut des Rüssels, die unmittelbar übergeht in die Haut des bei Ech. proteus sehr lang gestreckten Halsteiles.

Die Ausstülpung des Rüssels erfolgt nun mehr und mehr, bis er endlich in einem späteren Stadium das Ektoderm, die Haut, am vorderen Körperende durchbrochen hat. Die oberflächliche Ansicht eines so sich hervorstülpenden Rüssels mit seinen der Oberfläche aufsitzenden, in regelmäßigen Reihen angeordneten Hakenwurzeln ist in Fig. 10, Taf. VII, wiedergegeben.

Fragen wir, wodurch diese eigenartige Ausstülpung des Rüssels mechanisch bedingt wird, so ist es lediglich das Längenwachstum der geformten Larve, durch welches der Rüssel notwendigerweise ausgestülpt werden muß. Es erfolgt nämlich diese Ausstülpung, erst wenn die Entodermzellenmasse das gesamte Ektoderm der Länge nach durchwachsen hat. Während in früheren Stadien der Entwickelung die Entodermzellenmasse lose in dem gallertartigen Ektoderm (Taf. VI, Fig. 3) lag, ist diese jetzt, nachdem sie es in der ganzen Länge durchwachsen hat, befestigt, wie es auch Fig. 10, Taf. VI, zeigt, wo die Rüsselanlage direkt an die Haut stößt und mit ihr verwachsen ist.

Die vier schematisch gehaltenen Holzschnittfiguren sollen diese Ausstülpung in ihren mechanischen Momenten erläutern. In Fig. 1 ist die solide entodermale Rüsselanlage mit *R*, mit z^1, z^2 Zellen, welche teils zu Muskelzellen werden (Retractor proboscidis), teils,

Fig. 1.

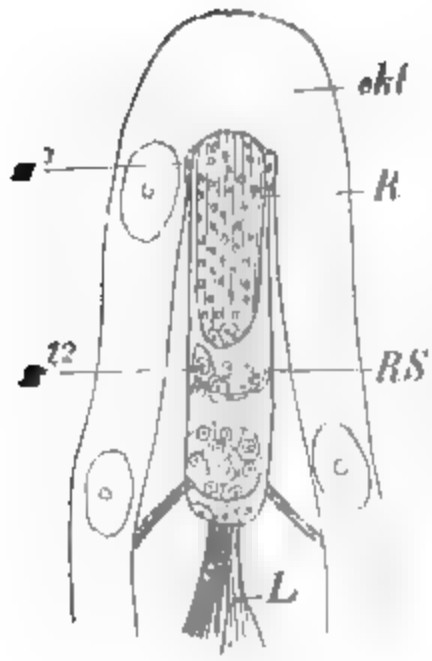


Fig. 2.

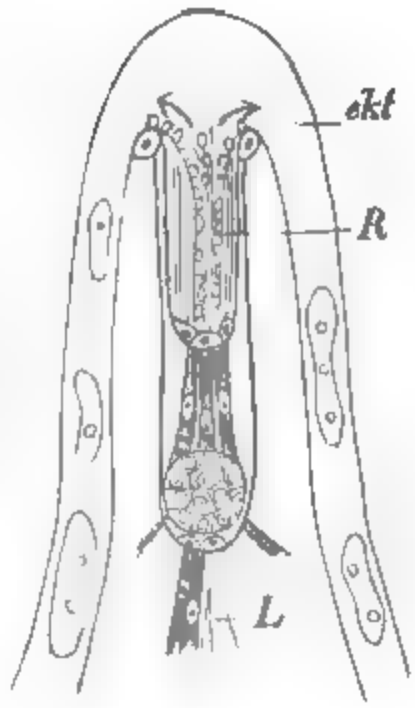


Fig. 3.

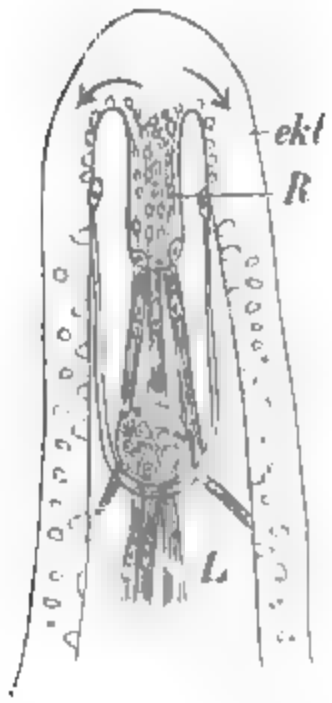
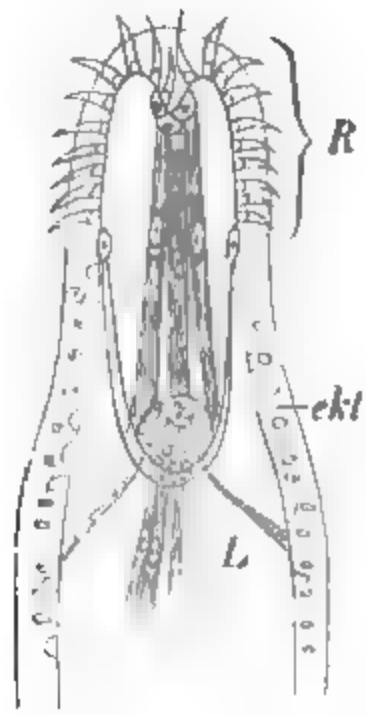


Fig. 4.



Schemata, um die Ausstülpung des entodermalen Teiles des Rüssels zu erläutern. ekt Ektoderm, Haut. *R* Rüssel. *RS* Scheide desselben. s^1, ^{2} Zellen, die zu den Retraktor-Muskelzellen werden. Bei s^3 legt sich die Ringlakune an.

und zwar die dem Ganglion *G* abgewendeten s^3, zu den Zellen an der Rüsselspitze, mit *RS* ist endlich die Rüsselscheide bezeichnet. Fig. 1 zeigt bereits, wie da, wo die Zellen s^3 liegen, eine enge Verwachsung zwischen Rüsselanlage und Haut besteht. Lassen wir nun, wie es thatsächlich geschieht, die Haut oberhalb der

Rüsselanlage in die Länge weiterwachsen, die Rüsselanlage selbst aber nicht wachsen, wie es ebenfalls den Thatsachen entspricht, so muß die Rüsselanlage sich hervorstülpen, wie es Fig. 2 zeigt. Es wächst nun die Larve weiter und weiter, bis endlich das Stadium Fig. 4 erreicht ist und die ausgestülpte entodermale Rüsselanlage dem Ektoderm, der Haut innen aufliegt und mit dieser in engste Verbindung tritt. Jetzt bilden sich über den Wurzeln der Haken diese selbst und durchbrechen die Haut, in der sich Lakunen anlegen. Der Rüssel besteht somit (Fig. 4) aus der äußeren Haut und einer Schicht, die elastischer Natur ist und die Hakenbulbi bildet.

Der feinere Bau der entodermalen Rüsselanlage. Die Rüsselanlage zeigt schon frühzeitig die Haken angelegt. Ein Querschnitt durch sie im Stadium der Riesenkerne in der Haut', Taf. VIII, Fig. 21, zeigt ihre Zusammensetzung aus einer äußeren dünnen Schicht, auf welche nach innen zu eigentümlich geformte, eiförmige Gebilde folgen, die konzentrisch eine dunkle, gekörnte, die Achse einnehmende Masse umstehen. Die äußere Schicht ist die Bildungsschicht der Hakenwurzeln, die durchschnitten auf der Figur dargestellt sind. Fig. 11, Taf. VII läßt diese äußere Bildungsschicht *G* in hervorgestülptem Zustande besser hervortreten. Es haften ihr die heller gefärbten Hakenanlagen außen an. Die innere gekörnte Schicht geht bei der Hervorstülpung vermutlich in das Hautparenchym über. Jedenfalls ist die entodermale Rüsselanlage bis zur Hervorstülpung solid. Die Zellen, die vor der Ausstülpung an der Spitze lagen, *rz* in Fig. 11, Taf. VII, liegen an dem Punkte, von dem aus die Hervorstülpung geschieht. Beim ausgewachsenen Tiere treffen wir an dieser Stelle große, in die Leibeshöhle hervorgewölbte Muskelzellen an (vergl. Fig. 4, Taf. IX). Das die Haken bildende Gewebe ist an der Stelle, wo diese Zellen liegen, stark verdickt, so daß es zu einer ringförmigen Verdickung kommt, wie Fig. 10 u. 11, Taf. VII, zeigen. An dieser Stelle ist später die Ringlakune gelegen.

Die Haken werden, wie ich schon erwähnte, als zapfenförmige Gebilde angelegt, genau an den Stellen, an denen sie später liegen, und zwar in derselben Anzahl, wie sie auch beim erwachsenen Tier sich finden. Diese Zapfen werden länger und länger und durchbrechen nach der vollständigen Hervorstülpung der Rüsselanlage das Ektoderm, die Haut. Zu gleicher Zeit wird auf dem freien Ende der Hakenanlagen ein dünner, aber fester, chitin-

artiger Belag abgeschieden, der eigentliche Haken, der also wie eine Kappe dem aus Bildungsgewebe bestehenden Bulbus aufsitzt, wie die Schilderung des Baues des ausgebildeten Hakens zeigen wird.

3. Der Bau des Rüssels und der Haken. Wie die eben geschilderte Entwickelung zeigt, besteht der Rüssel aus einer äußeren Hautschicht, auf die nach innen die mit der Haut eng verbundene Bildungsschicht der Haken folgt. Die zapfenförmigen Erhebungen der letzteren durchsetzen die Haut und werden von den chitinartigen Haken umhüllt. Der in Fig. 12, Taf. XI abgebildete Längsschnitt durch die Wandung des Rüssels von Ech. clavula zeigt die Haken mit ihren Wurzeln in vollständig ausgebildetem Zustande. Die Hakenwurzel ist deutlich abgesetzt von dem umgebenden mit *G* bezeichneten Bildungsgewebe, in dem sie gleichsam eingebettet liegt. Mit *ch* ist der chitinartige Hakenüberzug, der bis zum Wurzelursprung reicht, kenntlich gemacht. Nach innen von der Bildungsschicht *G* liegt eine deutliche, aus ringförmig verlaufenden Fibrillen zusammengesetzte Schicht, die sich auch bei anderen Arten findet.

Das Bildungsgewebe der Hakenanlagen ist leicht mit Farbstoffen tingierbar. Mit Karmin färbt es sich hellrosa, während die Wurzeln der Haken und das das spitze Ende ausfüllende Gewebe eine dunkelrote Färbung annimmt. Im allgemeinen ist dieses Gewebe strukturlos, nur selten trifft man eine faserähnliche Streifung an.

Diese von mir als Bildungsgewebe bezeichnete Schicht, die ich von ihrem Ursprung an verfolgen konnte, ist von Leuckart [1]) bereits als Bindegewebe beschrieben worden, ohne daß er aber ihr Verhalten zur Hakenbildung erkannt hätte. Die späteren Untersucher, wie Baltzer [2]), Säfftigen [3]), haben, da sie nicht entwickelungsgeschichtlich diesen Fragen näher traten, ebensowenig ihre Funktion erkannt. Am weitesten entfernt, ein Verständnis von ihr erlangt zu haben, scheint mir Kaiser [4]) zu sein, von dem allerdings bisher nur eine vorläufige Mitteilung vorliegt. Auf seine

1) Leuckart, Die menschlichen Parasiten, Bd. II, 1867.

2) Baltzer, Zur Kenntniss der Echinorhynchen, in: Archiv. f. Naturgesch., Bd. XLVI, 1880.

3) Säfftigen, Zur Organisation der Echinorhynchen, in: Morph. Jahrbuch, Bd. X, 1884.

4) Kaiser in Anatom. Anzeiger, Jahrg. 10, 1887.

Ech. gigas betreffenden Resultate gehe ich ausführlich im zweiten Teile dieser Monographie ein.

Im Rüsselende oder der Spitze des Rüssels finden sich Zellen, die zwischen den Ansatzstellen der Retraktoren liegen. Sie sind bei Ech. proteus und Ech. angustatus von BALTZER [1]), bei Ech. clavaeceps von LESPÈS [2]) beobachtet worden. Bei allen von mir untersuchten Arten habe ich solche Zellen aufgefunden. SÄFFTIGEN giebt für die genannten Arten wie für Ech. angustatus an, daß es immer zwei Zellen sind, die an der Spitze zwischen den Rüsselretraktoren liegen. Bei Ech. proteus und angustatus liegen sie nebeneinander, bei Ech. clavaeceps hintereinander. Sie sind nach seiner Darstellung ovale Zellen, die zwischen 0,04 mm und 0,09 mm messen. Seine Abbildungen lassen das Verhältnis dieser Zellen zur Haut (Subcuticula) nicht deutlich erkennen. Bei Ech. proteus — auf diese Art beziehen sich die Längsschnittfiguren Fig. 3 u. 4, Taf. XI — ist zu unterscheiden zwischen den in der Haut gelegenen Kernen und den außer ihr gelegenen Zellen. Die erste Hakenreihe begrenzt das annähernd kreisrunde, von Haken freie Feld, das das vorderste Ende des Rüssels vorstellt, *E* in Fig. 3. Die Haut ist verdickt und zeigt im Centrum einen größeren, sowie eine Anzahl kleinerer ovaler Kerne, deren Anzahl zu wechseln scheint. Unterhalb der Haut folgt die Bildungsschicht der Haken *G*, in die die Basen der Haken reichen, und nach innen die Muskelschicht als innerste Lage der Rüsselwandung. Dieser streng durch die Mitte des Rüsselendes geführte Schnitt zeigt die großen Zellen noch nicht. Sie liegen mehr seitlich. In Fig. 4 ist die eine der beiden Zellen mit *s* bezeichnet. Sie liegt unterhalb der Hakenbildungsschicht, zwischen den einzelnen Muskelzellen, die an der Innenfläche der Rüsselspitze inserieren. Der Habitus dieser Zellen spricht gegen eine Funktion als Ganglienzellen. Auch sind Ausläufer dieser Zellen noch niemals wahrgenommen worden. Da sie außerhalb der Haut liegen, wird man sie wohl auch kaum für Tastzellen halten dürfen. Zwei ihnen ähnelnde Zellen fand ich den Haken auflagernd in der Haut, in Fig. 4 s^1; diese Zellen, über deren Vorkommen ich nur bei Ech. proteus Erfahrungen habe, sind vielleicht mit den beiden

---

1) BALTZER, Archiv für Naturgesch., Jahrg. 46, 1880.

2) LESPÈS, Sur quelques points de l'organisation des Echinorhynques, in: Journal de l'anatomie et de la physiologie, Paris 1864, p. 683 (ohne Abbildungen).

tiefer gelegenen Zellen als zur Hakenbildungsschicht gehörig anzusehen. Doch hat auch diese Ansicht nicht viel für sich, sobald man andere Arten zur Vergleichung heranzieht. Ech. clavaeceps beispielsweise hat nun folgendes eigenartige Verhalten, das bereits LESPÈS [1]) und SÄFFTIGEN [2]) aufgefallen ist. Der erstere beschreibt an der Spitze einen birnenförmigen Darmkanal mit kleiner Öffnung. Dieser Darmkanal soll ein Epithel aus kernlosen Zellen besitzen. SÄFFTIGEN hingegen beschreibt und zeichnet zwei hintereinander liegende Zellen und fügt hinzu, daß es beim lebenden Tier aussehe, als ob diese Zellen in einem Sacke lägen. Auf Schnitten hingegen habe er niemals diese Wandungen erkennen können. Das eigenartige plötzliche Hervorschnellen dieser Zellen, im Augenblick des Hervorstülpens des Rüssels, erwähnt dieser Autor weiter. So sehr ich mich nun bemüht habe, diese Art zu erlangen, so ist es mir während dreier Jahre nur einmal gelungen, drei Exemplare zu erhalten, von denen ich nur einen speziell zur Untersuchung des Rüssels verwenden konnte. Es liegen thatsächlich bei dieser Art sehr eigenartige Verhältnisse vor. Von einem Darmkanal kann zwar nicht gesprochen werden, wohl aber von einem wahrscheinlich bei der Anhaftung des Rüssels nützlichen Apparat. Zunächst fand ich in der Mitte der Rüsselspitze zwischen den Insertionsstellen der drei oder vier Muskelzellen (Retraktoren) *MR* tief nach innen hineinragend ein sackförmiges Gebilde, dem corps pyriforme, Darmkanal von LESPÈS entsprechend. In diesem Sack, der aus einer sich gering färbenden strukturlosen Membran besteht, liegen drei oder vier langgestreckte Zellen, deren körniger Inhalt sich mit Hämatoxylin tief blau färbt, so daß man sofort an Drüsenzellen erinnert wird. An einem Exemplar konnte ich einen hellen Gang beobachten, der, auf der Spitze des Rüsselendes im Centrum gelegen, nach außen mündete. Doch bedarf dieser Punkt noch der weiteren Untersuchung. Der Längsschnitt in Fig. 17, Taf. XIII giebt diese Zellen *dr* wieder. Sie sind auch in Fig. 3 derselben Tafel kenntlich. Sollten sich nun diese Zellen thatsächlich als Drüsenzellen herausstellen, so würde dieses Verhalten Ech. clavaeceps noch weiter unterscheiden von den übrigen Echinorhynchen, als es seine sonstige Organisation schon thut (vergl. weiter unten das Kapitel über Paidogenie, sowie die 2. Hälfte dieser Monographie).

---

1) LESPÈS, Sur quelques points de l'organisation des Echinorhynques, in: Journal de l'anatomie et de la physiologie, Paris 1864.

2) SÄFFTIGEN, a. a. O. S. 139.

4. Bau der Rüsselscheide beim ausgewachsenen Tiere. Daß die Rüsselscheide im ausgebildeten Zustande aus zwei ineinander gesteckten Cylindern besteht, haben uns bereits die älteren Forscher geschildert. Die Rüsselscheide nimmt ihren Ursprung (Taf. IX, Fig. 1, Ech. haeruca) an der Ursprungsstelle des Rüssels. Hier inseriert ihre doppelte Wandung, indem sie an Durchmesser mehr und mehr abgenommen hat, an der inneren Seite der Halswandung. Die beiden Wandungen stellen zwei Hohlmuskeln dar, deren Bildungszellen nach innen zu liegen, während die kontraktile Substanz in Gestalt von schräg zur Scheiden-Längsachse verlaufenden Muskelfasern ausgeschieden ist. Auf ausgebildete Larven bezieht sich die Fig. 22, Taf. VIII. Mit aW, iW sind die äußere und innere Wandung, mit z die Bildungszellen mit ihren großen eiförmigen Kernen bezeichnet. Es ist unmöglich, die einzelnen Zellen mit den zugehörigen Fasern zu trennen, da sie untereinander verschmolzen sind. Bei den meisten Arten ist aber die Verschmelzungsstelle der Muskelzellen in Gestalt einer Sutur erhalten, und es zeigt sich dann, daß innere wie äußere Wandung des Rüsselscheidensackes aus zwei Halbcylindern gebildet werden. So stellt sich uns die Scheide von Ech. clavula dar, wie Fig. 6, Taf. XI zeigt. Sowohl die äußere wie besonders die innere Wandung, die aus zwei halbmondförmigen Halbcylindern gebildet wird, haben einen schrägen Muskelfibrillenverlauf. Von der Fläche betrachtet, inserieren die Fibrillen an der Längsnaht (Taf. XI, Fig. 5) und verlaufen schräg bis zur gegenüberliegenden Längsnaht. Bei Ech. proteus besteht nur die äußere Wand der Rüsselscheide aus zwei Halbcylindern, wie Baltzer und Säfftigen angeben. Die kontraktile Substanz ist bei dieser Art in der äußeren wie der inneren Wand ringförmig angeordnet (Taf. XI, Fig. 9). Die Fibrillen verlaufen parallel dicht nebeneinander liegend. Außere wie innere Wandung werden von einem Sarkolemm überzogen, das, wie Säfftigen hervorhebt, sich durch seine starke Ausbildung auszeichnet.

Ech. clavaeceps, dessen Stellung im System ich weiter unten noch zu besprechen habe, verhält sich auch, was den Bau der Rüsselscheide anlangt, abweichend von allen übrigen Arten. Die Rüsselscheide dieser Art besitzt nur eine Wandung und wird also von einem blind geschlossenen Muskelsack gebildet. Quer- wie Längsschnitte lehren dies, und es kann an dem einfachen Aufbau der Scheide aus einer Schicht Muskelzellen kein Zweifel sein.

Fig. 4, Taf. XIII zeigt uns einen Querschnitt durch den vor-

deren Körperabschnitt. Mit *RSch* ist die stark entwickelte, aus schräg verlaufenden Fibrillen zusammengesetzte Wandung bezeichnet. Ein deutliches Sarkolemm überzieht die Scheide außen. Dem Hohlraum zugekehrt liegen die Bildungszellen. Drei Muskelzellen des Rüsselretraktors sind durchquert dargestellt. In Fig. 17 ist die Scheide *RSch* in ihrem Ansatz am Beginn des Halses dargestellt.

Merkwürdigerweise spricht SÄFFTIGEN [1]), der diese Art ausführlich untersucht, von zwei Scheiden, also einer doppelten Wandung. Auf seinen Abbildungen giebt er jedoch nur eine vollständig geschlossene Scheide an und läßt dieser an einer Seite eine Muskelmasse auflagern. Diese letztere habe ich ebenfalls aufgefunden, und zwar liegt sie am Ende der Scheide, da wo das Ganglion seine Lagerung hat. Es handelt sich aber nur um den hier besonders stark verdickten, der Scheide eng anliegenden cylindrischen Lemniskenmantel *LM*.

Geschichtliches. Die ersten Angaben über die Rüsselentstehung hat LEUCKART gegeben. Seit jener Zeit haben sich jedoch unsere Methoden derart vervollkommnet, daß schon aus diesem Grunde zu erwarten ist, daß unsere Anschauungen über die erste Bildungsweise von Rüssel und Haken sich vervollkommnen werden. Der Rüssel legt sich nach LEUCKART eingestülpt an, und zwar baut er sich aus dem „embryonalen Körnerhaufen", unserem Entoderm auf. Die schließliche Öffnung in der anfangs soliden Rüsselanlage soll dadurch entstehen, daß ihr vorderes Segment verloren geht, während die eigentliche Gestalt, wie ich gezeigt habe, auf ein eigentümliches Wachstum zurückzuführen ist und eine Öffnung sich überhaupt nicht zu bilden braucht. Die erste Anlage der Haken, nämlich die Bildung der Hakenwurzeln aus einer besonderen Bildungsschicht hat LEUCKART noch nicht erkannt. Wenn er aber von Zellen spricht, die die Innenfläche „des Rüsselsackes" bedecken „und mit ihrem freien Segmente halbkugelförmig vorspringen und durch die Regelmäßigkeit ihrer Anordnung im Quincunx ein sehr zierliches Bild geben, so sind das keine Zellen, sondern, wie ich gezeigt habe, die erste Anlage der Haken, die sich nach ihm [2]) und LINSTOW [3]) aus Zellen anlegen sollen, indem

1) SÄFFTIGEN, Morpholog. Jahrb., Bd. X, 1884, S. 135, Taf. III, Fig. 4 und 5.

2) LEUCKART, Parasiten des Menschen, Bd. II.

3) v. LINSTOW, Zur Anatomie und Entwickelungsgesch. des Ech. angustatus, in: Archiv f. Naturgeschichte, 1872, Jahrg. 38.

die Haken aus ihren Bildungszellen sozusagen herauswachsen. Wir dürfen die Haken keineswegs „als umgewandelte an der Oberfläche chitinisierte Zellen“ auffassen. Daß die Chitinisierung der Haken in der Weise geschehe, daß die Cuticula der Haut das äußerste Ende überziehe und eine Scheide produziere, die Haken wie Wurzel umhülle, muß ich bestreiten, da die Chitinhülle des Hakens diesen nur bis zum Ursprung der Wurzel umhüllt, wovon man sich leicht auf Längsschnitten durch den Rüssel überzeugen kann (vergl. Taf. IX, Fig. 5).

Jüngsten Datums sind die Angaben KAISER's [1]) über die Rüsselbildung von Ech. gigas, die aber nur den Charakter einer vorläufigen Mitteilung haben. Es ist mir nicht möglich, alle Angaben KAISER's ohne Figuren zu verstehen. Wenn er angiebt, daß die Haken in der soliden Rüsselanlage entstehen und wandern sollen, so ist mir das nicht verständlich. Ebensowenig giebt er Gründe an, die ihn bestimmen, den chitinartigen Hakenüberzug als Produkt der „Hypodermiszellen“ anzusehen. Zellen sind in der Haut überhaupt nicht vorhanden, sondern sie stellt ein Syncytium mit anfangs Riesenkernen dar, die später, wie ich zeigte, in die definitiven Hautkerne durch Zerfall sich umbilden. Doch ist über seine Untersuchungen bis zum Erscheinen der ausführlichen Abhandlung mit einem Urteil zu warten. Hoffentlich ergänzen sich dann unsere Angaben in wünschenswerter Weise.

Der Hals und die als Bulla beschriebene Bildung an demselben. Unter allen Echinorhynchus-Arten ist besonders Ech. proteus durch seinen langen Hals, der einen geringen Durchmesser im Verhältnis zum dicken Körper besitzt, hervorragend. Erreichen große Tiere dieser Art aus dem Hecht Esox und Thymallus eine Länge von 2—3 cm und in aufgeblähtem Zustande von 5 cm, so hat der Hals einen Durchmesser von kaum 1 mm. Er ist unbewehrt, trägt keinerlei Haken, wie dies bei Ech. polymorphus der Fall ist. WESTRUMB's [2]) Abbildung zeigt bereits die eigenartige kugelige Anschwellung, die dicht unter der Uebergangsstelle des Halses in den Rüssel sich befindet. Sie ist für diese Art charakteristisch und fehlt den großen, ausgewachsenen in der Darmwand ihrer Wirte festsitzenden Tieren niemals. Da

1) J. KAISER, Ueber die Entwickelung des Echinorhynchus gigas, in: Zool. Anzeiger, Jahrg. 10, 1887.

2) WESTRUMB, De helminthibus acanthocephalis, Hannover 1821.

über die Bildung dieser Bulla keine ihren Bau näher berücksichtigenden Angaben vorliegen, so habe ich sie ausführlich untersucht.

Bereits an der jungen Larve, wie sie im Leberparenchym des Stichlings u. s. w. lebt, kann man, sobald sie zum Ausstülpen gebracht worden ist, die Bulla *B* sich bilden sehen (Taf. XII, Fig. 1). Man sieht dann deutlich, daß es sich um eine Aufblähung in der Haut handelt, die durch die Muskelkontraktion bedingt wird. Die Lakunen schwellen durch die Flüssigkeit, die sich an dieser Stelle ansammelt, mächtig an, und so stülpt sich die Oberfläche ringsum kugelig hervor. Die jungen bis 1 cm großen Tiere aus der Forelle, die noch frei im Darm ihrer Wirte leben und nur selten angeheftet sind, besaßen sämtlich die Bulla, wenn auch nur erst in sehr geringer Ausdehnung. Die älteren Tiere, wie ich sie in dem Hechtdarm fand, sind in der Wandung des Darmes befestigt. Ihr Hals ist mit dem Rüssel tief in die Wandung eingesenkt, so daß auf der Außenfläche eine papillenartige Erhebung sich zeigt. Will man diese Formen aus der Darmwand loslösen, so reißt der Wurm am Halsursprung ab, so fest sitzt er befestigt. Präpariert man einen Wurm mit Hals und Rüssel aus der Darmwand frei, so erkennt man, wie der Rüssel und Hals von einer Kapsel umhüllt werden, die verkalkt ist. Man trifft entweder einzelne plattenförmige, runde oder unregelmäßig geformte Konkretionen an, oder aber bei älteren Tieren stellt sich eine Kalkkapsel dar, die durch Verschmelzung der einzelnen Kalkkörper entstanden ist. Die Abscheidung des Kalkes geschieht in der Grundsubstanz des Bindegewebes der Darmwand. Diese verkalkt, und die spindeligen Zellen mit ihren Fasern bilden eine die Kalkkapsel überziehende Hülle. Fig. 40, Taf. XII zeigt isolierte Zellen und Fasern, während Fig. 39 die Hülle *b* und die der Hals- und Rüsselwandung anliegende Kalkkapsel zeigt, die durch Druck des Deckglases zum Platzen gebracht ist, so daß sie in eine Menge unregelmäßiger Platten zerfallen ist. Die Kalkkörper bestehen aus kohlensaurem Kalk. Ein Zusatz von konzentrierter Salzsäure löst die Infiltration auf unter einer starken Entwickelung von Kohlensäureblasen.

Den Bau der Bulla zeigt ein Längsschnitt durch den Rüssel und Hals in Fig. 38, Taf. XII. Die Haut *ep* mit ihren Lakunen ist mächtig aufgetrieben. Nach innen liegt die Ring- und Längsmuskulatur der Halswand. Letztere besteht aus einzelnen starken längsverlaufenden Muskelzellen, deren kontraktile Substanz in Gestalt eines aus parallel zu einander angeordneten Fasern bestehen-

den Cylinders der Zelle aufliegt. Auf Kosten dieser Schicht, deren Zellen im Anfangsteil des Halses bedeutend stärker entwickelt sind als in den übrigen Teilen der Leibeswand, ist die Entstehung der Bulla zu denken.

Sehen wir uns nach ähnlichen Erscheinungen, wie die Verkalkung des Bindegewebes rings um den Hals unseres Ech. proteus es ist, um, so liegen in der Litteratur Angaben vor, die sich auf abgestorbene Entozoen beziehen, die von seiten des Wirtes ein durch eine Kalkmasse abgeschlossen wurden. Bei abgestorbenen Cysticerken (Echinococcus) und Pentastomen sind solche Verkalkungen der Gewebe beschrieben worden. In diesen Fällen handelt es sich um eine nützliche Einrichtung für den Wirt des Wurmes, während in unserem Falle durch die Verkalkung der Bindegewebshülle derselbe in der Darmwand stärker befestigt wird, als es durch die Haken seines Rüssels möglich ist.

V. Abschnitt.

Das Nervensystem.

1. Ganglion in der Rüsselscheide. a) Entstehung desselben (Ech. polymorphus und Ech. proteus). Die Entstehung und Ausbildung des Centralnervensystems, das heißt der Ganglienzellenanhäufung, ist mit der Entstehung der Rüsselscheide, des Receptaculums eng verknüpft. Sobald man die erste Anlage desselben erkennt, ist auch eine Zellanhäufung im Grunde der Rüsselscheide zu erkennen. Wie ich an anderer Stelle auseinandergesetzt habe, geht aus dem centralen Zellenhaufen, dem Entoderm des Eies die Auskleidung der Leibeshöhle, also das Mesoderm, wenn man will, hervor, während die übrigen Zellen zum Aufbau der Rüsselscheide, des Ganglions und der Geschlechtsorgane mit ihren Ausführgängen verwendet werden. Es ist somit das Nervensystem entodermalen Ursprunges, und zwar gilt das nicht nur für das centrale, sondern auch für die Ganglien, die dem Geschlechtsapparat anliegen. Gegen diese Thatsache kann kein Einspruch erhoben werden. Sollte sie mit irgend einer Hypothese oder herrschenden Meinung nicht in Einklang zu bringen sein, so ist diese letztere zu modifizieren, nicht aber die Thatsache zu bezweifeln, wie man jetzt so gerne thut.

Im Larvenstadium, welches die großen wenigen Riesenkerne in der Haut noch zeigt (Taf. VIII, Fig. 2), ist die Rüsselscheide bereits erkennbar, und in der Tiefe derselben liegt ein Haufen von

Zellen, die sich bereits als Ganglienzellen erkennen lassen. Fig. 5, Taf. VIII zeigt den mit *G* bezeichneten Zellenhaufen. Die einzelnen Zellen liegen eng aneinander, sich gegenseitig an den Berührungsstellen abplattend.

In den vorhergehenden Stadien läßt sich die Anlage des Ganglions in Gestalt einer Zellmasse nur schwer nachweisen. In dem in Fig. 2 a auf Taf. VI wiedergegebenen Larvenstadium ist der Entoblast bereits differenziert in eine periphere Zellschicht, das Leibeshöhlenepithel, welches die Leibeshöhle umschließt, und in eine centrale Zellmasse, die das Cölom der Länge nach durchzieht. Am vorderen wie hinteren Ende (vergl. Taf. VI, Fig. 5 und 7) ist die Anlage des Rüssels, sowie des Endes der Geschlechtsorgane erkennbar. Unterhalb der Rüsselanlage, in der Gegend, wo die Rüsselscheide sich bildet, sieht man durch die Leibeshöhlenwandung eine Zellmasse hindurchschimmern, die als erste Anlage des Ganglions anzusprechen ist (*G* in Fig. 2 a).

Die jungen Ganglienzellen zeichnen sich bereits an den Larven, die im Ektoderm noch die Riesenkerne besitzen, durch ihre eigenartige Gestalt sowie die Form des Kernes und des stets in gleicher Größe vorhandenen Kernkörperchens aus. Das Ganglion hat bei der Larve von Ech. proteus (Larvenstadium Fig. 8, 9, Taf. VI) einen Durchmesser von nur 0,04 mm und wird von etwa 50 0,01 mm großen kugeligen Zellen gebildet. Ausläufer sind nur in geringer Anzahl erkennbar, nur an der dem Rüssel zugewendeten Seite treten eine oder zwei birnförmige Zellen hervor, die jede einen Fortsatz nach vorn entsendet. Deutlicher treten diese Ganglienzellen in den späteren Stadien (Taf. VII, Fig. 9) hervor. Schnitte durch die kugelige Ganglionanlage zeigen, daß die Zellen eng gedrängt dicht aneinander, sich gegenseitig abplattend, liegen, und daß auch im Innern der Anlage noch keinerlei Fasern zur Ausbildung gelangt sind.

In einer Larve, die nur wenig weiter entwickelt war, konnten der vordere Mediannerv, zu dessen Bildung auch die Fortsätze der beiden erwähnten Ganglienzellen beitragen, sowie die beiden vorderen Lateralnerven bereits beobachtet werden. Fig. 21, Taf. VIII giebt einen Querschnitt durch Rüssel $R + H$ und Rüsselscheide wieder. Mit *Nm* ist der Mediannerv mit seinen ungefähr 16 Nervenfasern, mit Nla^1 und Nla^2 sind die beiden vorderen Lateralnerven bezeichnet. Sie verlaufen, aus höchstens fünf Fasern sich zusammensetzend, bis beinahe zur Spitze und verschmelzen nicht mit dem Mediannerv.

Über den feineren Bau dieser Ganglienzellen läßt sich nur aussagen, daß ihre Zellsubstanz sich mit Karmin stark färbt und feinkörnig oder granuliert ist, während der kugelige Kern hell bleibt und das kugelige Kernkörperchen eine tiefrote Farbe angenommen hat.

Bei Ech. polymorphus geht die Entwickelung der von dem Ganglion austretenden Nervenstämme rascher vor sich, wie ein Blick auf Fig. 5, Taf. VIII lehrt. Die Form des Ganglions wie die Gestalt der einzelnen Zellen ist dieselbe wie bei der vorigen Art. Die Größe des Ganglions beträgt 0,04 mm, die der einzelnen Zellen 0,01 mm. Auf dem Längsschnitt der angegebenen Figur ist der eine, rechte Nervenast durchschnitten, der aus der Rüsselscheide austritt und durch die Leibeshöhle hindurch zur inneren Fläche der Körperwand zieht. In Fig. 19 auf Taf. VIII ist ein Längsschnitt durch das Ganglion eines etwas späteren Larvenstadiums wiedergegeben, indem der rechte N. lateralis ant. und ein N. lat. post.^{2} aus den folgenden Schnitten eingetragen ist.

Der Bau des Ganglions ist jetzt komplizierter geworden, da die einzelnen Zellen Fortsätze gebildet haben und ihre Gestalt eine birnförmige oder spindelige geworden ist. Die Ganglienzellen liegen peripher, während ihre Ausläufer zum bei weitem größten Teile nach dem Centrum des Ganglions zu auslaufen. Die einzelnen austretenden Nervenstämme, ein vorderer Nervus medianus, zwei N. laterales anteriores und zwei N. laterales posteriores, treten in der Weise aus, daß zu ihrer Bildung die Ausläufer gegenüberliegender Zellen zusammentreten. Wie die Schnitte lehren, kreuzen sich die Ausläufer der Zellen, die Nervenfasern in der Mitte des Ganglions in den verschiedensten Richtungen. Nur zur Bildung des N. medianus tragen zwei an seiner Austrittsstelle liegende Zellen bei, wie ich bei verschiedenen Arten finde. Die Zahl der Nervenfibrillen, die zur Bildung eines Nervenstammes austreten, ist eine sehr beschränkte, im Durchschnitt nicht über acht hinausgehend. Gelingt es in diesem Larvenstadium, auf Schnittpräparaten einzelne Ganglienzellen durch Klopfen zu isolieren, so bemerkt man immer nur einen Fortsatz, so daß sie jetzt sicher als unipolar anzusehen sind. Solche unipolare Ganglienzellen sind von Ech. proteus in Fig. 12, Taf. VI dargestellt.

Der Bau des ausgebildeten Ganglions, wie es das erwachsene geschlechtsreife Tier zeigt, ist bisher von Säfftigen und vor ihm kurz von Baltzer beschrieben, ohne daß er aber richtig erkannt worden wäre. Die Weiterentwickelung läßt sich kurz in folgende

Worte zusammenfassen. Sie besteht in dem Wachstum der Ganglienzellen und Bildung neuer Fasern, sowie Bildung neuer Ganglienzellen. Der Umfang des Ganglions nimmt auf diese Weise zu, während die Fasermasse im Centrum einen verwickelten Bau annimmt.

b) Bau des entwickelten Ganglions. Nach der Darstellung SÄFFTIGEN's soll das Ganglion „aus einer peripherischen Schicht von Ganglienzellen mit deutlichen Konturen und einem centralen Teil, der aus netzartigem Protoplasma mit zahlreichen Vakuolen und einzelnen Kernen besteht", aufgebaut sein. Im Centrum findet er zwar keine Kerne, wohl aber in dem Teile des „retikulären Protoplasmas", der an die peripherische Zellenlage grenzt. Die Zellen der Rindenschicht sind nach diesem Beobachter meist unipolare. Weiter sollen Nervenfasern außer dem retikulären Plasma im Innern sich kreuzend nachweisbar sein. Die einzelnen Nervenstämme, die ich schon bei der Larve beschrieben habe, treten weit deutlicher hervor beim geschlechtsreifen Tiere. Besonders stark ausgebildet sind die beiden hinteren Lateralnerven *Nlp* [1] und *Nlp* [2] in Fig. 10, Taf. X. Ebenfalls stets erkennbar ist der vordere Mediannerv *Nm*, während die vorderen Seitennerven am wenigsten sich weiterentwickelt haben.

Die Ganglienzellen bilden, wie das auch SÄFFTIGEN erkannt hat, eine periphere Schicht des meist eiförmig gestalteten Ganglions. Was aber dieser Beobachter für ein „retikuläres Plasma" erklärt, ist nichts anderes als die nach dem Centrum zu ausstrahlenden Fortsätze der einzelnen peripheren Ganglienzellen, die sich erst im Innern des Ganglions, wie es der schematische Querschnitt durch ein Ganglion zeigt (Taf. X, Fig. 10), verzweigen. Eigentliche Kommissuren sind kaum nachweisbar, nur zwischen den vorderen Lateralnerven scheint ein Austausch von Fasern stattzufinden. Das „retikuläre Plasma" muß ich also vollständig leugnen, ebenso wie die Vakuolen. Das, was SÄFFTIGEN für solche angesehen hat, sind die querdurchschnittenen Nervenfasern, wie sie auf Schnitten durch das Organ (Taf. X, Fig. 11) zu Tage treten. In welcher Weise diese kreuzartige Durchwebung der Nervenfasern vor sich geht, davon giebt diese auf Ech. haeruca bezügliche Figur ein deutliches Bild. Sie zeigt zugleich, daß die Ganglienzellen direkt an die sie umhüllenden Muskelzellen grenzen; eine besondere Membran fehlt dem Ganglion.

Von größtem Interesse ist der Bau der Ganglienzellen. Es

kommt bei allen von mir untersuchten Arten nur eine Art vor, die durch ihre kolossale Größe sich den bei Anneliden [1]), Nemertinen u. a. beschriebenen riesigen Ganglienzellen an die Seite stellt. Während aber bei den genannten Gruppen diese Riesenzellen nur immer in geringer Anzahl neben kleineren Typen auftreten, bilden sie bei den Echinorhynchen die einzige Art von Ganglienzellen. Wir treffen weiter als Ausläufer oder Fortsätze dieser kolossalen Zellen kolossale Nervenfasern an, wie sie als Neurochorde oder früher Neuralkanäle beschrieben werden. Sie allein setzen bei den Echinorhynchen die peripheren Nervenstämme zusammen.

Die Größe der Ganglienzellen, die hüllenlose Zellen darstellen, beträgt 0,03—0,04 mm. Bei Ech. Lutzii erreichen sie eine Länge von 0,05 mm. Ein kugeliger bis eiförmiger Kern von 0,01 mm Durchmesser schließt ein deutliches Gerüstwerk und stets einen Nucleolus ein, der in der Mitte desselben zu liegen pflegt.

In der Zellsubstanz läßt sich ein Netzwerk, aus feinsten Körnchen bestehend, erkennen, das in einer sich schwächer färbenden Grundsubstanz eingebettet liegt. Die Körnchenmasse färbt sich sehr stark, der Kern nimmt jedoch stets eine tiefere Nüance an. Will man sich über die Gestalt und Anzahl der von einer Zelle ausgehenden Nervenfasern orientieren, so muß man ein Ganglion frei präparieren und die einzelnen Zellen zu isolieren versuchen. Fig. 13, Taf. X zeigt in Glycerin isolierte Ganglienzellen, die durch Zerzupfen und Klopfen von einem in Flemming's Osmium-Chrom-Essigsäure-Gemisch konservierten Ganglion herrühren. Es ist ungemein schwierig, einzelne Zellen vollständig zu isolieren, da sie sämtlich miteinander durch ihre Ausläufer verfilzt sind. Man ist deshalb nie sicher, wenn man unipolare Zellen, das heißt Zellen, deren Fortsätze, einer oder mehrere, von einem Pole ausgehen, vor sich hat, ob nicht vom gegenüberliegenden Pole auch Fortsätze ausgegangen sind, die beim Isolieren abgerissen sind. Daß neben unipolaren Zellen bipolare, erstere von birnförmiger, letztere von spindliger Gestalt, vorkommen, kann ich nicht sicher hinstellen. Immer fand ich, daß nur

1) Vergl. Rhode, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Polychaeten, in: Zoolog. Beitr. herausgeg. von Schneider, Breslau 1887. Eisig, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel, in: Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 1887. Bürger, Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Nemertinen, in: Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. L, 1890.

ein einzelner Fortsatz an dem einen Pole abgeht und sich im Centrum des Ganglions verzweigt, denn man findet neben Querschnitten größerer solche kleinerer Fasern.

Der Durchmesser der kreisrunden Nervenfasern beträgt 0,004—0,08 mm. Die einzelnen Nervenfasern sind an ihrem Ursprung eine Strecke lang hüllenlos, werden aber in ihrem weiteren Verlaufe von einer der Faser eng anliegenden, strukturlosen, hellen Membran umgeben. Bevor ich nun den feineren Bau dieser kolossalen Nervenfasern schildere, sei es gestattet, noch einige Bemerkungen über das Ganglion und seine von ihm austretenden Nervenzüge mitzuteilen.

Bei Ech. haeruca treffen wir einen großen vorderen Mediannerv, zu dessen Bildung Nervenfasern beitragen, während die vorderen Lateralnerven ganz gering entwickelt sind. Der Mediannerv läßt sich durch die ganze Rüsselscheide hindurch verfolgen. Er liegt bereits eine kurze Strecke nach seinem Ursprung der inneren Wand derselben an, wie es Fig. 5, Taf. X, *N* zeigt. Etwa zwölf bis sechszehn Fasern setzen ihn zusammen. Die Zahl nimmt oft zu, oft ab, je nachdem die Fasern sich dichotomisch verästeln. Fig. 16 derselben Tafel zeigt die sich zwischen den Retraktorenmuskeln verzweigenden Nervenfasern, bald durchquert, bald der Länge nach durchschnitten. An der Stelle des Überganges der Rüsselscheide in den Rüssel löst sich der Nervenzug auf, indem seine Fasern sich zwischen den Muskeln verlieren.

Für Ech. proteus giebt SÄFFTIGEN ebenfalls drei oder zwei vordere Nervenstämme an. Ich habe drei streckenweise verfolgen können, wie sie in der langen Rüsselscheide ihren Weg nehmen. Auch bei dieser Art findet sich im weiteren Verlaufe nur ein Mediannerv. SÄFFTIGEN läßt die zwei vorderen Seitennerven sich mit ihm vereinigen. Ich finde, daß der größere Teil der vorderen Seitennervenfasern sich zur Rüsselscheidenwand wendet und sich hier verliert, so daß von einer Vereinigung nicht gesprochen werden kann.

Die beiden hinteren Seitennerven werden bei Ech. haeruca von je 12—14 kolossalen Nervenfasern gebildet. Es gilt diese Anzahl auch für Arten wie Ech. proteus, angustatus. Die Zahlen variieren nur in sehr engen Grenzen.

Bei keiner Art habe ich einen hinteren Madiannerven, wie er von BALTZER zuletzt beschrieben wurde, beobachtet. Es soll dieser Nervenzug den Retraktor der Rüsselscheide versorgen. Auf Querschnitten durch diese Gegend habe ich ebensowenig wie SÄFFTIGEN

das Vorhandensein dieses Nerven konstatieren können. Wohl aber kann ich nachweisen, daß die Retraktoren von der Körperwand her mit Nervenfasern versorgt werden, und es dürfte somit der Ursprung ihrer Nerven ebenfalls gegen das Vorhandensein eines besonderen Nervenstammes sprechen.

Der feinere Bau der Ganglienzellenfortsätze, der Nervenfasern, ist folgender. Wie ich schon erwähnte, besitzen sie ein Neurolemm, das eng die Nervenfaser umschließt, so daß kein Zwischenraum zwischen Hülle und Inhalt vorhanden ist, wie er bei Nemertinen und Anneliden in den Neurochorden (EISIG) beschrieben wird. Das Neurolemm läßt sich bis in einige Entfernung von der Zelle verfolgen; hier hört es allmählich auf. Der Inhalt dieser Hüllen besteht aus einer homogenen glasig-hellen, gallertartigen Substanz, die sich in der Ganglienzelle als Grundsubstanz findet und sich mit Farbstoffen gering färbt. Die körnigen Massen, das Mitom, das man in dem Leibe der Ganglienzelle antrifft, setzt sich nicht in diese kolossalen Nervenfasern fort. Auf Querschnitten kann man niemals eine Körnelung oder etwas Ähnliches sehen. Fig. 3 und 4 zeigen querdurchschnittene Nervenfasern, die als kreisrunde Röhren zu denken sind, sich aber durch enges Zusammenliegen gegenseitig polyedrisch abgeplattet haben.

Nach der Darstellung von SÄFFTIGEN haben die Ganglienzellen meist nur einen Ausläufer, bipolare giebt es wenige. BALTZER beschreibt die Zellen ebenfalls als uni- und bipolar. Nach PACHINGER [1]) sind die Zellen in der Regel bipolar, indem ein Ausläufer in die Nervenfaser übergehen soll, der andere mit den übrigen Zellen in Verbindung stehen soll. Nur die am Vorderrande gelegenen Zellen sind unipolar. Mit Sicherheit aber habe ich mich, wie gesagt, von dem Vorhandensein bipolarer Zellen nicht überzeugen können, da die Isolationspräparate niemals solche ergaben.

2. Das periphere Nervensystem. Entwickelung und Bau. Nach der ausführlichen Darstellung des peripheren Nervensystems,

---

1) PACHINGER, Echinorhynchus haeruca Eredeti adatok az Acanthocephaloc termrajzahoz, Kolzsvar 1885, nur aus dem Referat von LINSTOW, Arch. f. Naturgesch., Bericht über die wissensch. Leist. in der Naturgesch. der Helminthen, 1885, bekannt. PACHINGER sind nach LINSTOW die Arbeiten von BALTZER und SÄFFTIGEN unbekannt geblieben.

die Säfftigen [1]) in Bestätigung früherer Angaben gegeben hat, haben wir bei den männlicheu Tieren ein besonderes Geschlechtsganglion als zweites Nervencentrum vor uns, das der Bursalmuskelkappe aufliegt, den Ductus eiaculatorius umfassend. Die Zellen dieses Ganglions sondern sich zu zwei lateralen Haufen, die durch Kommissuren in Verbindung stehen. Sechs Nervenstämme nehmen von ihm ihren Ursprung, nämlich zwei vordere seitliche, zwei hintere seitliche und „zwei hintere Stämmchen, die sich in der Mediane nähern und die Bursalmuskelkappe zu innervieren scheinen". Die ersten vier Nervenstämme sind fast bei allen Arten zu erkennen, während ich die beiden letzteren nicht deutlich wieder auffinden konnte. Es handelt sich wohl immer nur um einzelne sich verzweigende Nervenfasern. Das vordere Nervenpaar versorgt die Geschlechtsorgane, das hinterste begleitet die eingestülpte Bursa und vereinigt sich am hinteren Körperende mit den Nerven des Rumpfes. Somit ist ein Zusammenhang zwischen den Nerven im ganzen Körper konstatiert.

Erfahren wir über die Lage dieser Nerven und Ganglien eine sichere und richtige Darstellung durch Säfftigen, so ist der feinere Bau uns noch bisher unbekannt. Dasselbe gilt von den vom Rüsselscheidenganglion ausgehenden beiden hinteren Lateralnerven, zu denen ich mich jetzt wenden will.

Die beiden als N. lateral. posterior. bezeichneten Stämme sind von etwa 12 bis 16 (selten bis 20) Nervenfasern zusammengesetzt (Ech. haeruca). Die Nerven treten am hinteren Ende der Rüsselscheide, seitwärts aus derselben aus, die innere und äußere Wand durchbrechend. Sie werden nach ihrem Austritt von Muskelzellen umhüllt, die sie bis zu ihrer Anheftung an der inneren Fläche der Leibeswand begleiten, um hier in die innere Längsmuskelschicht zu verstreichen. Fig. 4, Taf. IX, zeigt den rechten Nervenstamm *Ret. N.* ein Stück in der Leibeshöhle verlaufend. Für beide Gebilde — Nerv und Muskelscheide — hat man den Namen Retinaculum eingeführt.

Ihre Entwickelung habe ich bei Ech. proteus verfolgt. Im Larvenstadium Fig. 8, Taf. VI, also zur Zeit, wo noch die Riesenkerne in der Haut vorhanden sind, zeigt sich an Stelle der Retinacula je eine Zelle mit großem Zellkern, die an einem Pole spindelig ausgezogen ist und sich einerseits an der Außenseite der

---

1) Säfftigen, Zur Organisation der Echinorhynchen, in: Morph. Jahrb., Bd. X, 1884.

Rüsselscheide, andererseits an der Leibeswand anheftet (*R*). Während des weiteren Wachsthums verlängert sich diese Zelle, und es entstehen Fasern auf ihrer Oberfläche, die kontraktile Substanz ist also oberflächlich ausgeschieden worden. In Fig. 5, Taf. IX, sind die Retinacula schon bedeutend länger, und trifft man auf Querschnitten bereits die centralen Nervenfasern an, die von der Muskelzelle umwachsen werden, so daß sie von ihr wie von einem Mantel umhüllt werden. Die Muskelzellen teilen sich endlich, wie aus Fig. 8, Taf. VII hervorgeht, wo das Retinaculum von zwei Zellen gebildet wird.

Der Bau beim geschlechtsreifen Tiere ist folgender. Die Nervenfasern nehmen die Mitte des Retinaculums ein (vergl. Fig. 3, 4, 6, Taf. X), sich eng berührend und gegenseitig abplattend. Ihr Durchmesser ist sehr verschieden. Verfolgt man Schnitt für Schnitt der Serie, so kommt man zur Überzeugung, daß eine Teilung der Fasern bereits im Retinaculum stattfindet, andererseits Nervenfasern mit einer verschmelzen. Die Hüllen, welche die einzelnen kolossalen Fasern umgeben, färben sich mit Alaunkarmin und anderen Farbstoffen dunkler als der Inhalt, so daß durch sie eine Nervenfaser auch nach ihrem Austritt aus dem Nervenstamm leicht weiter verfolgt werden kann.

Den Nervenfasern liegen die Muskelzellen dicht an, die auffallend wenig Fasern ausgeschieden haben, *mf* in Fig. 3, 4, 6, Taf. X. Sind diese Muskelfasern kontrahiert, so nehmen die Nerven einen welligen Verlauf, wie er, wenn auch nur sehr schwach, auf dem Längsschnitt durch ein Retinaculum Fig. 6, Taf. X, angedeutet ist.

Der Übergang dieser lateralen Nervenstämme in die Körperwand ist folgender: Die Muskelzellen heften sich an der inneren Fläche der Leibeswand an, indem sie in der Längsmuskulatur sich verlieren. Die Nervenfasern aber begeben sich bis zur Ringsmuskulatur *rm*, und ein Teil zieht, zwischen dieser und der Längsmuskellage seinen Weg nehmend, zum vorderen, ein anderer zum hinteren Körperende. Dabei verlaufen sie unterhalb der Längslakunen der Haut. Von dem nach vorn abgehenden Nervenzweig sind Fasern bis hinauf zum Rüssel zu verfolgen, und die von mir bereits erwähnten in der Wand der Lemnisken gefundenen Fasern sind Ausläufer desselben.

Treffen wir so Nervenfasern an den verschiedenen Körperstellen an, so fehlen Ganglienzellen; sie sind zu den beiden Ganglien (beim Männchen) vereinigt, außerhalb derselben fehlen sie vollständig.

Verfolgen wir nun die Nervenfasern in ihrem Verlauf in der Körperwand, so können wir auch hier feststellen, daß sie sich verzweigen. Fig. 1, Taf. X, giebt ein Stück eines Querschnittes der Seitenkörperwand eines Ech. haeruca etwa in der Körpermitte. In der Haut ist die eine Längslakune durchquert und unterhalb derselben nach innen von der Ringsmuskelschicht *rm* liegen acht ebenfalls durchquerte Nervenfasern. Verfolgen wir sie in ihrem weiteren Verlauf, so sehen wir, wie einzelne seitwärts abtreten und sich zwischen den Muskelzellen verzweigen, indem sie an Umfang abnehmen. Zählt man die Nervenfasern auf den aufeinanderfolgenden Querschnitten, so sieht man, wie ihre Zahl nicht abnimmt, trotzdem seitliche Fasern abgehen, ja, wie sogar mehr Fasern als vorher auftreten, so daß eine Teilung der kolossalen Fortsätze in schwächere hieraus geschlossen werden muß.

Fig. 17, Taf. X, giebt einen Querschnitt durch die seitliche Körperwand im Bereiche der Hoden wieder, um die Anzahl und Lagerung der Nervenfasern zwischen den beiden Muskelzellenlagen zu zeigen.

Die Ganglienzellen des Geschlechtsganglions gleichen, wie dies Säftigen hervorhebt, denen des Rüsselscheidenganglions. Ich finde, daß der zellenlose birnförmige Leib 0,04 mm lang ist und einen eiförmigen bis kugeligen Kern mit stets deutlichen Körperchen besitzt. Sehr gut läßt sich die Zusammensetzung der Zellsubstanz aus Mitom und Paramitom erkennen. Das Mitom zeigt sich oft zu konzentrischen, den centralen Kern umgebenden Reihen angeordnet. Die Körnchen und Fäden bilden ein Netzwerk, das da, wo der Fortsatz austritt, der sich unmittelbar nachher teilen kann, aufhört, indem nur die gallertartige, strukturlose Grundsubstanz der Ganglienzelle, das heißt das Paramitom, sich in die Nervenfaser fortsetzt. Auch diese Fortsätze haben eine stets eng anliegende, dunkler als der Inhalt tingierbare Hülle (Fig. 14, 15, Taf. X). Die Lage der beiden Geschlechtsganglien in der Larve ist aus Fig. 7, Taf. VIII, zu ersehen. Unmittelbar der Bursa aufliegend, liegen jederseits etwa an 15 Zellen, deren Fortsätze bis zu den Hoden hinauf zu verfolgen sind. Die schon Schneider bekannte Querkommissur verbindet die Ganglien. Auch hier finde ich nur unipolare Ganglienzellen, deren Fortsätze sich verzweigen und, wie die Querschnitte zeigen, an Umfang abnehmen.

VI. Abschnitt.

Die Geschlechtsorgane und das Ligamentum suspensorium.

1. Entstehung und Bau des Ligamentes. Am hinteren Ende der Rüsselscheide, und zwar zwischen der äußeren und inneren Wandung, inseriert das Ligamentum suspensorium, um, die Leibeshöhle durchziehend, beim Weibchen mit der Glocke in Verbindung zu treten, beim Männchen Hoden wie Kittdrüsen umfassend, sich mit der Genitalscheide zu vereinigen.

Das erste Auftreten des Ligamentes fand ich bei Larven von Ech. proteus zur Zeit, wo in der Haut noch die Riesenkerne vorhanden sind. Sobald als die paarigen Hoden, oder die anfangs ebenfalls paarigen beiden die primären Ovarien vorstellenden Zellhaufen erkennbar sind, zeigt sich eine Umhüllungsmembran *Lg*, die wie ein Cylinder diese Organe umschließt, wie in Fig. 7, Taf. VI, gut zu sehen ist. In diesem Stadium stellt das Ligament eine feine, glasighelle Membran dar, in der große Zellen erkennbar sind. Präpariert man durch Zerzupfen das Ligament frei, und es gelingt dies bei weiblichen Tieren sehr gut, so läßt sich seine Entstehungsweise leicht verfolgen. Eine Anzahl, bei Ech. proteus etwa 6 — 10, große Zellen wachsen flächenartig aus und stellen nach ihrer Vereinigung die Ligamentwandung dar. Da, wo der kugelige bis ovale große Zellkern mit seinem stets deutlichen einen Nucleolus liegt, ist die Zellsubstanz, den Kern umhüllend, noch lange Zeit angehäuft, in das Innere des Ligament-Hohlraumes hervorragend. Fig. 2, Taf. VII, zeigt das Ligament mit den Wandungszellen *Lø*, deren Grenzen aber nicht mehr zu erkennen sind. Zu der Zeit nun, wo die Larven in ihren definitiven Wirt gelangt sind, trifft man in der Grundsubstanz des Ligamentes Differenzierungen an. In der Grundsubstanz lassen sich der Länge nach verlaufende Fasern unterscheiden, die annähernd parallel zu einander verlaufen, sich aber auch untereinander verzweigen können. Außer diesen Längsfasern treten quer verlaufende Fasern auf, die ebenso stark ausgebildet sind. Die Dicke der Ligamentwandung beträgt beim ausgewachsenen Ech. proteus, auf den sich diese Angaben beziehen, 0,003 mm. In Fig. 18, Taf. X ist von einer Längsschnittserie durch den Körper eines jungen Tieres ein Stück der Ligamentwandung, von innen gesehen, wiedergegeben. Die beiden Fasersysteme sind mit *lf* und *quf* bezeichnet, mit *k* ein in das Innere hervorspringender Kern der früheren Bildungs-

zelle. Mit dem Alter nehmen die Fibrillen an Mächtigkeit zu und stellen später eine Schicht vor, die den Bildungszellen außen aufliegt (Fig. 19, Taf. X).

Den Bau des Ligamentes hat SÄFFTIGEN [1]) geschildert. Er giebt an, daß die Wandung von zahlreichen ovalen Öffnungen durchbrochen sei, was ich nicht bestätigen kann. Die Längsfasern sieht dieser Autor als Muskelfibrillen an. Die querverlaufenden Fibrillen sollen nur in der Nähe der Kerne auftreten, die er in der Grundsubstanz liegen läßt. Jeder Kern ist von Protoplasma umgeben, das in die Grundsubstanz übergeht. Diese Angabe stimmt mit der Bildungsweise des Ligamentes zusammen, das aus flächenartig ausgebreiteten Zellen entsteht, wie ich schilderte. Die Querfasern aber, und hierin muß ich SÄFFTIGEN widersprechen, sind über die ganze Wand gleichmäßig ausgebreitet, wie es auch die Figur angiebt.

PAGENSTECHER [2]) hat in seiner kurzen Angabe der bei der Untersuchung von Ech. proteus gewonnenen Resultate Zellen beschrieben, die der Innenseite des Ligamentes aufliegen sollen und durch ihre Vermehrung die Eizellenhaufen hervorbringen. Diese Haufen lösen sich, nachdem sie eine gewisse Größe erlangt haben, los, und fallen in den Hohlraum der vom Ligament umschlossen wird. Durch GREEFF und LEUCKART wissen wir aber, daß die Eihaufen durch Zerfall aus zwei primären Ovarien hervorgehen, die den beiden Hoden in der Anlage vollständig gleichen, so daß die PAGENSTECHER'schen Angaben damit berichtigt sind. Neuerdings hat nun SÄFFTIGEN wiederum Zellen dicht der Innenfläche anliegend gefunden. Er läßt es unentschieden, ob diese Zellnester, wie er sie nennt, Reste der im Larvenzustande vorhandenen Ovarien sind und ihr Zusammenhang mit dem Ligament ein sekundärer, oder aber ob es sich um Differenzierungen in der Ligamentwandung handle. Ich habe bei dieser Art sehr oft Eiballen oder Reste derselben in engem Zusammenhang mit der Ligamentwandung gefunden und glaube die Übereinstimmung dieser Gebilde mit den von den beiden genannten Forschern beschriebenen Zellhaufen als sicher annehmen zu dürfen. Aus der Wandung des Ligamentes bilden sich niemals Eier.

Es fragt sich noch, ob wir die Ligamentwandung für muskulös

---

1) SÄFFTIGEN, a. a. O.

2) PAGENSTECHER, Zur Anatomie von Ech. proteus, in: Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XIII, 1863.

erklären sollen, wie es GREEFF [1]) und SÄFFTIGEN [2]) gethan haben. Thatsächlich ähnelt ihr Bau dem einer Muskelzelle. Doch würde eine Ansicht, die das Ligament zu den Bindesubstanzen stellte und die Fibrillen für elastische erklärt, ebenso viel Berechtigung haben, zumal Kontraktionen in der Weise, wie sie bei den Muskelzellen beobachtet werden, nicht beobachtet sind.

2. Entstehung und Bau der männlichen Geschlechtsorgane. a) Hoden. Die männlichen Geschlechtsorgane setzen sich zusammen aus ein paar Hoden nebst Samenleitern, die das unpaare Vas deferens und Ductus ejaculatorius bilden, der als Penis in die Bursa mündet, und weiter aus sechs Drüsen, den sogenannten Kittdrüsen, deren Sekret sich in den Ductus ejaculatorius ergießt.

Die Hodenanlagen treten sehr frühzeitig auf. Sobald das Ganglion als kugelige Zellmasse durch Haut und Leibeshöhlenepithel hindurch erkennbar ist, treten unterhalb desselben zwei kugelige Zellgruppen hervor, die die jungen Hoden darstellen. Sie sind vom Ligament umhüllt (*L* in Fig. 7, Taf. VI), das sich über sie hinwegzieht. Weiter unten schließen sich Zellen an, die die Kittdrüsen und deren Ausführgänge bilden. Die Hoden liegen anfangs nebeneinander und messen 0,03 mm. Fig. 14 giebt einen Schnitt durch die aus wenigen Zellen bestehende Hodenanlage wieder. Später verändern sie ihre Lage, wie bereits LEUCKART [3]) angiebt; sie verschieben sich, während der Embryo in die Länge wächst und liegen endlich hintereinander, wie Fig. 11, Taf. VI von Ech. proteus wiedergiebt.

Die jungen Hoden werden von 0,004 mm großen Zellen gebildet, die gegeneinander sich abgeplattet haben, so daß auf Schnitten man den Anblick von kleinen sechsflächigen Gebilden erhält. Ein kugeliger Kern mit einem Kernkörperchen und schwachem Netzwerk liegt in der Mitte jeder Zelle (Fig. 10, Taf. VIII).

Das Wachstum der Hoden, wobei sie eine länglich-ovale Gestalt annehmen, ist ein schnelles. Nach der Lageveränderung haben sie bereits eine Länge von 0,05 mm. Die Zellen teilen sich fortwährend, indem Kernteilungsfiguren auftreten. In der ausgewachsenen Larve sind die Hoden 0,13 mm große Gebilde, deren

---

1) GREEFF, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgesch. von Ech. miliarius, in: Arch. f. Naturgesch., 1864.

2) SÄFFTIGEN, a. s. O.

3) LEUCKART, Menschliche Parasiten, Bd. II, S. 831.

Zellen große chromatinreiche Kerne von 0,003 mm Größe einschließen. Die zweite Wachstumsperiode beginnt sofort nach der Überführung der Larve in den definitiven Wirt, die Zellen teilen sich jetzt von neuem und wachsen. Fig. 8, Taf. XIII zeigt von einem Längsschnitt durch den Hoden die sich teilenden Zellen, die jetzt meist gruppenweise zusammenliegen.

Diese 0,01 mm großen runden Zellen mit ihrem kugeligen Kern sind die Ursamenzellen. Aus ihnen gehen durch Teilung die Samenzellen hervor. Man findet den Hodeninhalt jetzt in einzelne kugelige bis ovale Zellpackete aufgelöst, die die Samenzellen in den verschiedenen Reifungsstadien zeigen. Die 0,007 mm grossen Zellen zeigen eine Änderung ihrer Gestalt. Sie sind nicht mehr kugelrund, sondern birnförmig, indem sie in einen Fortsatz auswachsen (Fig. 9). Dieser Fortsatz, der aus der Zellsubstanz der Samenmutterzelle sich bildet, wird länger und länger, während der Zellkern selbst an Umfang abnimmt und zum Kopf des Spermatozoons wird (vergl. Fig. 10 bis 13). Die Länge der ausgebildeten Spermatozoen beträgt bis 0,03 mm. In den einzelnen Zellengruppen liegen die birnförmigen Zellen, derart, daß der den Kern enthaltende Teil oberflächlich, der Fortsatz dem Mittelpunkt zugewendet liegt. Auf den feineren Bau der Spermatozoen einzugehen, ist in dieser Arbeit nicht beabsichtigt.

Jeder Hoden ist von einer Außenhaut umschlossen, die am oberen Ende, das heißt an dem dem Rüssel zugewendeten Ende, bei Ech. haeruca in die hier entspringende Wand des Ausführganges sich fortsetzt. Streckenweise kann die aus einer strukturlosen Membran bestehende Hodenwand mit der Ligamentwand derartig eng verbunden sein, daß sie schwer erkennbar ist. Die Länge der Hoden beträgt bei dieser Art 0,7—0,8 mm, die Breite 0,5 mm.

Die Ausführgänge der Hoden besitzen beim erwachsenen Tier eine dünne Wandung ohne Struktur, die eine direkte Fortsetzung der Hodenhüllmembran ist. Der Ursprung der Ausführgänge ist aus Fig. 22, Taf. XIII, zu erkennen. Beide Vasa deferentia entspringen am oberen Ende der eiförmigen Hodensäcke. Bei Ech. polymorphus ist der Bau der Vasa im Larvenstadium ein zelliger. Im Stadium Fig. 4, Taf. VIII, treten 0,016 mm breite Schläuche auf, deren Wandung von 0,004 mm hohen Zellen gebildet wird, denen außen eine feine Membran aufliegt. Zwei solcher gewundener Schläuche lassen sich verfolgen, da ihnen eine Anzahl von Zellen,

die zur Bildung der Muskelscheide verwendet werden, anliegt, sowie die sechs jungen Kittdrüsen, so ist ihr weiterer Verlauf schwierig zu verfolgen. Fig. 11 zeigt ein Vas deferens längs durchschnitten. Zur Seite liegen zwei Kittdrüsen.

In früheren Stadien (Fig. 1 und 2, Taf. VIII) treten die Vasa deferentia als zwei aus kleinen Zellen gebildete Stränge auf, in denen ein Hohlraum fehlt. Fig. 7, Taf. VIII, giebt einen Längsschnitt durch Hoden und Ausführgänge wieder. Unterhalb des Hodens *H* treten die beiden Stränge *vd*^{1}, *vd*^{2} als Ansammlungen von sehr kleinen Zellen auf, die in ihren kugeligen Kernen einen dunklen Nucleolis regelmäßig besitzen. Diese Zellen sind durch Teilung aus größeren Zellen hervorgegangen, denn in früheren Stadien liegt an ihrer Stelle eine Anzahl größerer Zellen.

b) Die Kittdrüsen. Die sechs Kittdrüsen (vergl. ihre Lage beim ausgebildeten Tiere Fig. 22, Taf. XIII) entstehen, wie Linstow [1]) früher angegeben hat, aus je einer Zelle. Ich habe bei Ech. polymorphus gefunden, daß im Larvenstadium Fig. 1 und 2, Taf. VIII an der Stelle, wo später die Zellanhäufungen, eine jede von einer glasig hellen Membran umhüllt, liegen, sechs große, 0,03 mm messende Zellen liegen, die wohl zweifellos die erste Anlage unserer Drüsen darstellen. Diese Zellen, Fig. 7, Taf. VIII, *Kdr*, zeichnen sich durch ihren 0,01 mm großen ovalen Kern aus, der ein relativ großes Kernkörperchen einschließt. Ausführgänge finden sich noch nicht vor. Es sind diese als Auswüchse der Hüllmembran anzusehen, ohne daß sich Zellen bei ihrer Bildung beteiligten. Jede der großen Zellen teilt sich in eine weitere Anzahl und die Drüse besteht in kurzem aus einer Anzahl von Zellen, die untereinander wohl abgegrenzt sind. Fig. 11 zeigt die weiter entwickelten Kittdrüsen mit ihren etwa 10 Zellen, während Fig. 14 ein etwas späteres Stadium wiedergiebt. Verfolgt man das Wachstum der Kittdrüsen, so sieht man, wie die einzelnen Zellen samt ihren Kernen wachsen, ohne daß sie sich teilten. Im ausgebildeten Zustande sind diese Organe bei Ech. haeruca etwa 0,2 mm groß, kugelig. Ein 0,04 mm breiter Ausführgang, dessen Wandung von der Hüllmembran gebildet wird, entspringt am hinteren Ende. Die einzelnen Zellen sind miteinander verschmolzen und die Kerne liegen regellos zerstreut. Es sind 0,015 mm große Bläschen mit einem Körperchen und schwach hervortretendem Netzwerk. In

1) v. Linstow, a. a. O.

allen Kittdrüsen läßt sich ein centraler, unregelmäßig großer Hohlraum erkennen, der bei den geschlechtsreifen Tieren von einer körnigen, stark lichtbrechenden Substanz erfüllt wird, die auch die Ausführgänge erfüllt. Die Grundsubstanz, in der die Kerne liegen (Fig. 19, Taf. XIII), zeigt sich feinkörnig und in ihr treten, am besten darstellbar nach Färbung mit Alaunkarmin oder Anilinfarben, entweder vereinzelt kleine, stark lichtbrechende Körnchen auf, oder diese liegen zusammen in Ballen der verschiedensten Größen. Zu diesen Sekretkörnern bildet sich allmählich die Zellsubstanz um, indem man Zustände antrifft, wo nur noch ein geringer Belag von die Kerne einschließender Zellsubstanz der Hüllmembran aufliegt, der centrale Teil jedoch ganz erfüllt wird von dem Sekret.

Fassen wir jetzt den weiteren Verlauf der Vasa deferentia sowie der sechs Kittdrüsen-Ausführgänge näher ins Auge, so sehen wir, wie diese Gänge zusammentreten und wie um sie ein Muskelmantel sich gebildet hat, in dem sie eingehüllt von der Leibeshöhle abgeschlossen liegen. In Fig. 22, Taf. XIII, ist diese Muskelscheide mit *MS* bezeichnet. Mit *veff* ist das aus der Verschmelzung der beiden Hodengänge entstandene Vas efferens, mit *AG* sind die Ausführgänge gekennzeichnet. Das Vas efferens setzt sich fort in den Ductus ejaculatorius, der die Kittdrüsengänge aufgenommen hat, um auf der Penisspitze zu münden. Innerhalb der Muskelscheide liegt außer den Ausführgängen ein eigentümliches Organ, dessen Bau bisher nur von SÄFFTIGEN untersucht worden ist. SÄFFTIGEN [1]) schildert dieses Organ, das bereits LEUCKART wie SIEBOLD [2]) als unpaare, längliche Blase bekannt war, als einen „Muskelmarkbeutel", dessen untere Wände in die Bursalmuskelkappe übergehen. Im Innern des Beutels findet er zwei große Muskelkerne in einem protoplasmatischen Netzwerk eingebettet, während LINSTOW [3]) glaubt, einen Hohlraum gesehen zu haben, der Samenzellen enthielt, eine Ansicht, die auch PACHINGER [4]) teilt. Dieses Netzwerk mit Kernen nennt er Markbeutel und läßt diesen umschlossen sein von einer Muskelscheide, die vorn geschlossen ist. Die Verbindung der Scheide mit der Wand der Genitalscheide läßt er dahingestellt sein. SÄFFTIGEN denkt sich die Funktion dieses Organs derart, daß, sobald sich die Muskelscheide kontrahiert,

1) SÄFFTIGEN, a. s. O. S. 160.

2) v. SIEBOLD und STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, I. Teil, Wirbellose Tiere, Berlin 1848.

3) v. LINSTOW, a. s. O.

4) PACHINGER, a. a. O.

der Markbeutel in die Bursalklappe getrieben würde. So soll der Apparat zur Ausstülpung der Bursaltaschen in Verbindung treten. Wie ich meine, ist die Funktion dieses Gebildes anders aufzufassen, als wie SÄFFTIGEN darstellte. Ich werde, um mich so kürzer fassen zu können, an erster Stelle den Bau und die Wirkungsweise dieses sackförmigen Gebildes *ME* in Fig. 22, Taf. XIII schildern und hieran anschließen, was ich über seine Entstehung und Entwickelung gefunden habe.

Wenn man einen Querschnitt durch die Ausführgänge oberhalb des Penis legt, so trifft man peripher die Muskelscheide *MS* an, die folgende Organe umschließt, nämlich erstens die paarigen Vasa efferentia und den unpaaren Muskelbeutel. Seitlich liegen von den ersteren je drei Kittdrüsen-Ausführgänge *AG* und ein aus wenigen Fasern bestehender Nervenzug *N*. Geht der Schnitt mehr durch den Anfangsteil der Muskelscheide, so durchquert er den Muskelmarkbeutel in seiner größten Ausdehnung; ist er mehr dem Penis genähert, so nimmt der Muskelbeutel nur noch einen kleinen Raum innerhalb der Muskelscheide ein, da er sich verjüngt, um endlich in der Nähe des Geschlechtsganglions als dünner Stiel mit der Muskelscheidenwand sich zu verbinden, wie SÄFFTIGEN angiebt. Seine Gestalt ist etwa als birnförmig zu bezeichnen.

Die Bilder, welche ich auf Schnitten durch Larven von Ech. polymorphus erhalten habe (Fig. 6, Taf. VIII), haben mich zu der Überzeugung gebracht, daß der sogenannte Muskelmarkbeutel aus zwei Zellen entsteht, die innerhalb der Muskelscheide *MS* und den acht Ausführgängen liegen, und dadurch ihre definitive Gestalt erhalten. Diese beiden Zellen haben sich peripher mit kontraktiler Substanz in Form von ringförmig verlaufenden Fasern umgeben. Den Markbeutel SÄFFTIGEN's halte ich deshalb nur für die Bildungszellen, die mit einander verschmolzen sind und die die gleichen Veränderungen in ihrer Zellsubstanz durchgemacht haben, wie sie bei allen Muskelzellen zu beobachten ist. Die Vakuolisierung und demgemäß netzförmige Anordnung des Zellplasmas, die Anhäufung von Fettbläschen in der Muskelflüssigkeit stimmen vollständig überein mit dem Bau der übrigen Muskelzellen. Die peripher die Zelle allseitig umhüllenden ringförmigen Fasern sind stark entwickelt, es können zu ihnen noch längsverlaufende Fasern treten, wie ich bei Ech. haeruca an großen alten Tieren fand. Die Wirkungsweise dieser beiden Muskelzellen stelle ich mir in folgender Weise vor. Sie werden durch ihre wechselnde Kontraktion und darauffolgende Ausdehnung bei der Weiterbeförderung

der Substanz aus den Kittdrüsen thätig sein. Bleiben sie ausgedehnt und kontrahiert sich die Muskelscheide, so werden die Ausführgänge zusammengepreßt, und sowohl Sperma wie Kittdrüsensekret werden auf den Penis, dessen Hohlraum ja im Vergleich zu dem der Ausführgänge minimal ist, einen starken Druck ausüben, so daß er hierdurch samt der Bursa nach außen hervorgestülpt werden muß.

Der Beschreibung der Bursa lege ich Fig. 20, Taf. XIII, zu Grunde, die sich auf Ech. clavula bezieht, eine Art, von der wir bisher nur eine kurze Diagnose besitzen. Beim geschlechtsreifen Männchen erscheint das hintere Körperende sackförmig eingestülpt. Im Grunde des Sackes liegt der Penis, der hier seine Wandung durchbohrt. Zu den Seiten desselben liegen zwei blasenförmige Taschen *BT*, indem sich hier die Sackwandung kuppelartig erweitert hat. Während der Begattung wird die Bursa mit ihren Taschen und dem Penis hervorgestülpt. In Fig. 20, Taf. XIII, ist dieses Organ in halb ausgestülptem Zustande wiedergegeben. Die Wand der Bursa wird vom Ektoderm, der Haut gebildet und nur in der Tiefe der Bursa, da, wo sie die paarigen Taschen bildet, kommen entodermale Gebilde hinzu, indem die Wandung außer der Haut noch von Muskulatur zusammengesetzt wird. In diesem Teil ist die Haut geringer entwickelt, während sie da, wo sie allein die Wandung bildet, stärker entwickelt ist. In Fig. 20 ist dieser Teil mit *ep*, der erstere mit ep^1 und die zugehörige Muskulatur mit *m* bezeichnet. Die Muskelmasse, welche den rings um den Penis gelegenen Teil der Bursa umfängt, ist bei dieser Art wie bei Ech. poteus (SÄFFTIGEN) gebildet. Sie umfaßt das blinde, vom Penis durchbrochene Ende der Bursa wie eine Kappe. Dieser kappenartige Muskel zerfranzt sich in eine Anzahl bei unserer Art 20, fingerförmige Gebilde. Untersucht man diesen eigentümlichen Muskelapparat, der eine große Aehnlichkeit der hervorgestülpten Bursa mit den Kopulationsorganen der Strongyliden bedingt, so findet man eine gleichmäßig stark entwickelte, flächenartig ausgebreitete Zellsubstanz, von der sowohl außen mf^2 wie innen mf^1 ringförmig verlaufende Fasern ausgeschieden worden sind. Ebensowenig wie SÄFFTIGEN habe ich Kerne in der Zellsubstanz wahrnehmen können, die aus einem Netzwerk besteht, zwischen dessen Maschen eine helle Flüssigkeit sich findet. Der Penis, Fig. 20 *P*, stellt einen Muskelcylinder dar, der in seinem in die Bursa hervorragenden Ende von der Haut überzogen wird. Die peripheren Muskelfasern verlaufen ringförmig. Der muskulöse Teil der Wan-

dung setzt sich fort in die Wandung des Ductus ejaculatorius *dej*, der in seinem Ursprung die Ausführgänge der Kittdrüsen aufnimmt. Es münden diese Gänge also nicht durch besondere Öffnungen neben dem Penis in die Bursa, wie LINSTOW für Ech. angustatus angegeben hat. SÄFFTIGEN hat diese Angabe bereits bezweifelt und für Ech. proteus das von mir für Ech. clavula angegebene Verhalten beschrieben. Ich habe auch bei den übrigen untersuchten Arten immer die gleiche Mündungsart gefunden.

Einen eigentümlichen Bau besitzen die Papillen, welche rings um den Penis in der Bursalwand sich finden. Bei Ech. clavula sind es ungefähr 70 0,01 mm große bläschenförmige Hervorragungen, die an Glycerinpräparaten durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen hervorragen. Bei stärkerer Vergrößerung, Fig. 14, sieht man in jeder Papille, die als eine kuppelförmige Hervorragung der Haut sich kennzeichnet, ein birnförmiges mit deutlicher Wandung versehenes Bläschen, das nach Färbung beispielsweise mit Alaunkarmin glashell bleibt, während die Haut sich schwach färbt. Jedes Bläschen besitzt einen Stiel und scheint die Wandung überzugehen in das Sarkolemm des Kappenmuskels. Dafür spricht, daß die ringförmig verlaufenden inneren Muskelfasern mf^1 an der Basis des Stieles fehlen, so daß also die Muskelflüssigkeit der Muskelzelle in das Bläscheninnere eintreten könnte. Leider kann ich aber trotz vieler Schnitte nichts Sicheres über die Funktion dieser Papillen aussagen. Möglicherweise dienen sie, da ich ebensowenig wie SÄFFTIGEN Nervenfasern an sie herantreten sah, in Beziehung zur Befestigung der Bursa am weiblichen Tier während der Begattung. Nervenfasern, *Nf* in Fig. 20, habe ich nur an der äußeren Wandfläche des Kappenmuskels angetroffen.

Entstehung der Muskelscheiden und der Bursa. Die in Fig. 7, Taf. VI, abgebildete Larve von Ech. proteus zeigt unterhalb der beiden die Hoden darstellenden Zellenhaufen, Fig. β *H*, einen Zellstrang, *Z*, der aus einer Anzahl von polygonalen Zellen sich zusammensetzt. Am hinteren Ende treten weiter Zellen auf, die, in einer Reihe liegend, in den späteren Stadien sich immer deutlicher differenzieren, s^1. Verfolgen wir nun die Weiterentwickelung dieses anfänglich aus gleichen Zellen bestehenden axialen Zellenhaufens, so treffen wir ihn in Fig. 8, Taf. VI, folgendermaßen gestaltet. Unterhalb der beiden Hodenanlagen *H* liegt eine Zellanhäufung, aus der sich die Kittdrüsen bilden, sowie einzelne Zellen mit der folgenden Zellgruppe die Anlage der Muskelscheide dar-

stellen, die später die verschiedenen Ausführgänge umhüllt und einschließt. Der größte Teil dieser letzteren Zellgruppe liefert das Geschlechtsganglion und den Penis, während die unterste Zellgruppe *bs* die Bursalmuskelklappe bildet.

Bei Ech. polymorphus-Larven lassen sich diese Zellgruppen noch deutlicher auseinanderhalten, wie ein Blick auf Fig. 7, Taf. VIII lehrt. Die Kittdrüsen werden durch sechs birnförmige Zellen *Kdr* dargestellt, die sich später teilen, indem zugleich eine gemeinsame strukturlose Hülle von ihnen ausgeschieden wird, die sie rings umhüllt. Unterhalb dieser sechs Kittdrüsen liegt eine Zellmasse *MS*, die in ihren peripheren Zellen zu einer gemeinsamen Schicht verschmilzt, die Muskelscheide darstellend, während zwei Zellen, die central gelegen sind, zum Muscul. extensor werden, dem sogenannten Markbeutel von SÄFFTIGEN. Unterhalb dieser Zellen hat sich bereits das paarige Genitalganglion differenziert in Gestalt zweier aus kugeligen oder birnförmigen Zellen bestehenden Zellhaufen, zwischen denen bei dieser Art frühzeitig eine Kommissur *Cm* auftritt. Unterhalb wiederum von diesen Ganglien liegen zwei Auftreibungen, von Zellen herrührend, die den Muskelüberzug über die Bursaltaschen bilden, die sich bereits auszuhöhlen begonnen haben, da von der Haut her die letzte Zellmasse *bs*, die aus ringförmig angeordneten Zellen besteht, innen eine Auskleidung erlangt hat. Zunächst setzt sich in den Hohlraum, den diese Zellen umschließen, die zähflüssige Zellsubstanz der Haut fort, die erst später sich aushöhlt. Der Penis tritt in Gestalt zweier, bald miteinander verschmelzenden Zellen auf, die von einer Zahl tiefer gelegener Zellen umgeben werden, die mit zur Bildung des Kappenmuskels verwendet werden. Die beiden Peniszellen scheiden peripher ringförmige Muskelfibrillen ab und umschließen von Anfang an einen centralen engen Gang. Die unterhalb dieser Zellen gelegenen, mit *bs* in Fig. 7 bezeichneten Zellen lassen sich später, wenn die einzelnen Organe ausgebildet sind, nicht mehr erkennen. Ich vermute jedoch, daß sie ebenfalls zur Bildung des Kappenmuskels mit seinen fingerförmigen Fortsätzen benutzt werden, und daß sich ihre Kerne allein rückbilden. In Fig. 6 derselben Tafel sind die Kittdrüsen bereits weiter entwickelt; ein Vas deferens ist in seinem gebogenen Verlaufe längs durchschnitten zu erkennen, wie seine Wand aus kleinen Zellen sich zusammensetzt, die sich vollständig rückbilden. Neben dem Penis *P* sind die Bursaltaschen *BT* und ein Genitalganglion *G* vom Schnitt getroffen. Einzelne

Zellen *s* des Kappenmuskels sind mit ihren Kernen noch wahrnehmbar.

Gehen wir zurück zu den Larven von Ech. proteus, so sind die Verhältnisse hier sehr ähnlich den soeben geschilderten. Unterhalb der jungen Kittdrüsen *Kdr* lagern Zellen, deren äußere zur Muskelscheide der Ausführgänge werden, während zwei centrale, von denen eine in der Fig. 11, Taf. VI, dargestellt ist — sie fällt durch ihren großen kugeligen Kern auf — zu dem sog. Muskelbeutel werden, indem sie bei ihrem weiteren Wachstum miteinander verschmelzen und auf ihrer Oberfläche ringförmig verlaufende Muskelfasern ausscheiden. Die Anlage der Bursaltaschen, der beiden Ganglien *G*, sowie unterhalb derselben die zu den Kappenmuskeln werdenden Zellen, sowie die letzte Zellenreihe, aus etwa 18 Zellen bestehend, sind deutlich erkennbar. Über das Schicksal der letzteren weiß ich Bestimmtes nicht auszusagen, da ihre Umbildung nicht weiter verfolgt werden konnte. Zu gewisser Zeit sind sie, wie schon erwähnt, nicht mehr vorhanden und bilden sie sich möglicherweise vollständig zurück.

In ähnlicher Weise schildert Kaiser [1]) in seiner mehrfach schon herangezogenen vorläufigen Mitteilung die Entstehung der männlichen Geschlechtsorgane bei Echinorhynchus gigas. Er beschreibt die Entstehung des Vas deferens folgendermaßen. Eine einzige Zelle wächst durch wiederholte Querteilung in einen langen Zellstrang aus. Daß sich nur e i n e Zelle bei dieser Bildung beteiligt, kann ich für Ech. polymorphus nicht zugeben. Doch ist es mir ebenso unmöglich, die Zahl der Zellen genau zu bestimmen. Ebensowenig kann ich die Bildung der Ovarien für richtig halten. Kaiser läßt die Ligamentkerne beim Weibchen sich „in rosettenförmige Zellhäufchen umwandeln, „aus deren Teilstücken kleine Syncytien entstehen, die allmählich zu ovalen Scheiben heranwachsen, vom Ligamente sich loslösen und als „freie Ovarien“ in den Ligamentsäcken (?) umherschwimmen“. Die sechs Kittdrüsen läßt Kaiser, wie früher Linstow, ebenfalls aus sechs Zellen hervorgehen, wie ich dies für Ech. proteus und polymorphus beobachten konnte. Unterhalb des Vas deferens unterscheidet er weiter fünf Zellschichten. Die gleichen Zellgruppen konnte ich ebenfalls beobachten. Als erste Gruppe werden die sechs birnförmigen Kittdrüsenzellen aufgeführt, die in hohle Stränge auswachsen und mit

1) Kaiser, Ueber die Entwickelung des Echinorhynchus gigas, in: Zoolog. Anzeiger, 10. Jahrgang, 1887.

dem Vas deferens in die zweite Zellschicht einwachsen, die die Muskelumhüllung des Ductus ejaculatorius liefert. Die dritte Zone bilden die Ganglien; aus den Zellen der vierten bilden sich Penis und Bursalmuskeln. Die Zellen der fünften Zone endlich gehen zu Grunde.

Entstehung der Ovarien und ihr Zerfall in Keimzellen.

Echinorhynchus proteus Westrumb. Die früheren Beobachter geben an, daß Hoden wie Ovarien in Gestalt paariger Zellmassen sich anlegen, und ich kann diese Angabe nur bestätigen. In einem Stadium, wie es Fig. 6 und 2ª auf Taf. VI zeigen, läßt sich noch gar nicht bestimmen, ob die Larve männlich oder weiblich ist. Ich habe aber keine Larve in frühester Entwickelungszeit angetroffen, die nicht diese paarigen Zellmassen gehabt hätte. Es bestehen diese ovalen Zellhaufen, von denen einer längs durchschnitten in Fig. 14, Taf. VI, abgebildet ist, aus polygonalen Zellen, in denen je ein Kern vorhanden ist. Das Ligament, das als dünnwandiger Cylinder diese beiden Zellmassen umhüllt, ist sehr früh zu erkennen. Jedes der beiden Ovarien macht neue Veränderungen durch, indem seine Zellen wachsen, und zugleich das anfangs ovale Zellgebilde in eine Anzahl von einzelnen Zellpacketen zerfällt. Ein solches aus sich rasch vermehrenden Zellen zusammengesetztes Packet zeigt Fig. 15 von Ech. proteus. In Fig. 8 auf Taf. VII ist das Ligament mit zwei Zellenpacketen längs durchschnitten wiedergegeben. Im Ligament, das aus abgeplatteten Zellen sich gebildet hat, ist eine Zelle in das Lumen hervorragend zu sehen. Auf diese Thatsache komme ich später bei Besprechung der Kaiser-schen Angaben zurück. In Fig. 2 derselben Tafel sind diese Ligamentzellen sowie die Eizellenhaufen noch deutlicher zu erkennen.

Man trifft in dem Larvenstadium, zu dem Fig. 1 und 2 auf Taf. VII gehören, bereits zehn oder mehr solcher ungefähr 0,01 mm großen Zellenballen an, deren Zellen rasch wachsen. Untersucht man ausgewachsene Larven, so trifft man eine weit größere Anzahl solcher Ballen an, welche sämtlich von gleicher Größe sind, 0,01 mm im Durchmesser messen und aus etwa zwanzig gleich großen Zellen bestehen. Diese Gebilde stellen die jungen Keimzellenballen dar, wie sie bei den erwachsenen Formen in der Leibeshöhle flottieren, nachdem ihre Zellen mannigfaltige Umbildungen erlitten haben. Diese jungen Keimzellenballen bestehen aus

lche in allen Stücken
ig. 16, Taf. VI, giebt
Innern desselben sind
enden Keimzellen-
sind zwei Zellballen
tanz färbt sich nur sehr
die runden Kerne sich
ellgrenzen sehr deutlich
en niemals Syncytien, wie
Materials gefolgert werden

man einige Tage nach der
untersucht, sind noch immer
n zusammengesetzten Ballen
elne Zellen zu teilen (Fig. 18),
ostanz trübt. Diese letzteren
hsen und der Kern sich ver-
ird. Diese reifenden Eizellen
zellenballen, während die Mitte
n Zellen erfüllt ist, die wohl als
n. Solche Keimzellenballen mit
nd 2, Taf. V, abgebildet.
der Eiballen für Ech. gigas von
ie sollen „längliche Plasmascheiben"
lchem einzelne Kerne liegen, welche
lleib umgeben. Auch während schon
das Centrum seinen, wie er sagt,
alten. Demgegenüber ist zu sagen,
ir untersuchten Arten von Anfang an
ensetzen, die Zellgrenzen sehr deutlich
m Syncytium nicht die Rede sein kann.
Salpetersäure oder mit Osmiumsäure
sehr deutlich hervor. Färbt man nun
, so treten diese Verhältnisse noch deut-

erus und Scheide. Der weibliche Lei-
Glocke, Eileiter, Uterus und Scheide be-
klatur, die jetzt gang und gäbe geworden

die Entwickelung des Echinorhynchus gigas, in:
Jahrgang, 1887.

ist. Wie wir durch SÄFFTIGEN wissen, sind die Eileiter als Verbindungsgänge zwischen Glocke und Uterus in der Zweizahl vorhanden, eine Beobachtung, die auch KNÜPFFER (1888) für eine Anzahl von Arten bestätigt. Auf die von diesem Autor vorgeschlagene Anderung in der Bezeichnung der einzelnen Teile gehe ich hier nicht ein, sondern behalte die vornehmlich durch LEUCKART begründeten Bezeichnungen bei, indem ich nur für die frühere Bezeichnung Eikanal den von SÄFFTIGEN eingeführten Namen Eileiter annehme.

Über die Bildungen, die diese Teile bei den einzelnen Arten besitzen, sind bereits von LEUCKART, dann von GREEFF, SÄFFTIGEN, ANDRES, KNÜPFFER so genaue Untersuchungen veröffentlicht worden, daß ich mich nur auf die Darstellung dieser Organe von Ech. clavaeceps und Ech. haeruca beschränke, da hier die einzelnen Organe die einfachste Ausbildung zeigen.

Der Beschreibung lege ich Fig. 21, Taf. XIII, zu Grunde, die einen Längsschnitt durch den gesamten Leitungsapparat darstellt. Von der Glocke ist nur der Endteil wiedergegeben. Das Ligament, das bei anderen Arten sich in das Glockeninnere fortsetzt, setzt sich bei dieser Art direkt fort in die Glockenwand, die, wie das SÄFFTIGEN bereits beschrieben hat, in der Ventralwand zwei große Kerne besitzt. Thatsächlich besteht die Glockenwand aus zwei miteinander verschmolzenen Zellen, die einen Cylinder darstellen (*Z*). Die Zellen haben auf ihrer äußeren Oberfläche, wenn auch nur in geringer Anzahl, ringförmig verlaufende, zu einander parallele Fasern ausgeschieden, während ihre Markschichten den Hohlraum der Glocke begrenzen. An der Glockenbasis liegen zwei Taschen, von denen jede von einer halbkugelförmigen Muskelzelle gebildet wird. Nach unten setzt sich die Glockenwand direkt fort in die Wandung des Uterus *Ut*. Am Grunde der Glocke liegen eine Anzahl Zellen, von denen zwei, in Fig. 21 mit *EL* bezeichnet, zusammen mit einem weiteren Zellenpaar halbröhrenartig gekrümmt sind und so die Eileiter bilden, die paarig sind und den Leitungsweg der Eier von der Glocke in den Uterus darstellen. Weiter sind vier Zellen zu verzeichnen, die sich in das untere Ende des Glockenschlundes hineinschieben; sie nehmen ebenfalls an der Begrenzung der Eileiter teil. Zwischen diesen Zellen und den Taschen liegt die dorsale Glockenöffnung. Diese Darstellung schließt sich

1) SÄFFTIGEN, Morpholog. Jahrbuch, 18.
2) KNÜPFFER, Mém. de l'Acad. d. k. de Pétersbourg, 1888.

vollständig an an jene von SÄFFTIGEN gegebene, ohne daß ich etwas Neues hinzufügen könnte. Es sind im ganzen zwölf Zellen, die den Schluckapparat zusammensetzen. Das mit *MStr* bezeichnete Muskelband kommt nur dieser Art zu. Es inseriert am Außenrande der Glockentaschen, jederseits in der Einzahl, verläuft parallel dem Uterus und verbindet sich mit dem äußeren Scheidensphinkter auf der Dorsalseite. Es ist von SÄFFTIGEN zuerst beschrieben worden, auch die Natur dieser Bänder, sie bestehen aus je einer langgestreckten Zelle, die periphere Längsfasern gebildet hat, ist von ihm bereits erkannt worden.

Der Uterus ist ebenfalls aus zwei Zellen zusammengesetzt, deren große Kerne *K* seiner Basis genähert liegen. Er stellt ein Rohr dar, das auf seiner äußeren Fläche mit ringförmig verlaufenden Fasern *m* bedeckt ist, die weit stärker und in größerer Anzahl entwickelt sind, als es in der Glocke der Fall ist. Ein deutliches strukturloses Sarkolemm überzieht den Uterus in gleicher Weise, wie die Außenseite der Glocke. Dem Hohlraum des Uterus ist die Zellsubstanz der beiden verschmolzenen Muskelzellen zugekehrt, die ein Netzwerk zeigt, mit der charakteristischen Muskelflüssigkeit zwischen den Maschen desselben. Die Zellsubstanz springt oft wulstartig in den Hohlraum hervor. An der Scheide befestigt sich die Wandung derart, daß sie die Scheidenzellen ein Stück umgreift. Die Muskelfasern nehmen am Ende des Uterus an Zahl ab.

Die Scheide setzt sich aus acht Zellen zusammen, von denen vier am Ende des Uterus liegen und vier mit der Körperwand verbunden sind. Die acht Zellen, die einen kleinlumigen Längskanal umschließen, sind untereinander derart verbunden, daß die eigenartige Hantelform entsteht. Da, wo das Verbindungsstück der beiden Hantelkugeln liegt, sind die beiden Sphinkteren, ein äußerer und ein innerer gelagert. Diese acht verschmolzenen Zellen werden seit LEUCKART als Drüsenzellen angesehen. Eigentümlich ist ihre Struktur. Ihre Substanz färbt sich gleichmäßig mit Karmin und zeigt eine Längsstreifung in dem mittleren Verbindungsstück, wie SÄFFTIGEN schon angiebt. Im frischen Zustande sind diese Zellen gelb pigmentierte undurchsichtige Gebilde, und ich pflichte SÄFFTIGEN bei, wenn er sie ebenfalls als Drüsenzellen ansieht.

Der Raum zwischen den kugelig angeschwollenen verschmolzenen Zellen wird von zwei Muskelcylindern eingenommen, von denen jeder aus zwei Zellen besteht. Der innere Cylinder *sph*[1] bedeckt nur einen Teil des Verbindungsstückes, während der äußere

*sph*² die Scheide vollständig umhüllt. Diese, die Sphinkteren bildenden Muskelzellen liegen derart, daß die kontraktile Substanz nach außen sieht, die Bildungszellen den Scheidenzellen zugekehrt sind. Der Verlauf der Fasern der Sphinkteren ist, wie SÄFFTIGEN beobachtete, oft ein sehr komplizierter. Sie verlaufen nicht einfach ringförmig, sondern — es gilt dies für Ech. proteus — es besitzt der innere Sphinkter teils ringförmig, teils spiralig verlaufende Fibrillen. Ebenso verlaufen die Fibrillen des äußeren Sphinkters spiralig, aber in entgegengesetztem Sinne. Bei Ech. clavaeceps besitzen der innere wie äußere Muskel jedoch nur parallel zu einander verlaufende ringförmige Fibrillen; sie können also nur eine Verengerung des Scheidenhohlraumes bewirken. Ist der Uterus mit Eizellen angefüllt, und werden diese durch die Kontraktionen seiner Wandung in die Scheidenöffnung getrieben, so befördern die Sphinkteren durch abwechselnde Kontraktionen die Eizellen weiter nach außen.

Der Bau dieser Sphinkterenzellen ist übereinstimmend mit dem der Zellen, wie sie beispielsweise die Uteruswand zusammensetzen. Ein Sarkolemm überzieht die Fibrillen außen, während die Zellsubstanz in Muskelflüssigkeit und Netzwerk mit dem Kern zerfällt.

Ech. haeruca. Die Glocke besitzt bei dieser Art eine Länge von 0,3 mm, der Uterus von 1,5 mm bei einer Breite von 0,1 mm. Während bei Ech. clavaeceps das Ligament sich direkt in die Glockenwand fortsetzt, tritt es hier in Gestalt zweier gering entwickelter Zipfel in den Glockenhohlraum ein, *L* in Fig. 1, Taf. XIV, umfaßt vier paarig hintereinander gelegene, im Glockengrund befestigte Zellen, s^{1-2}, s^{3-4}, um neben diesen sich zu befestigen. Diese paarigen Muskelzellen sind im Querschnitt 3 mit s^1 bezeichnet.

Die Glocke besteht aus zwei Zellen, die, miteinander verschmolzen, einen Cylinder bilden, auf dessen Außenfläche Muskelfibrillen ringförmig verlaufen. Die Kerne dieser Zellen liegen in der Tiefe der Glockenhöhle hintereinander; in Fig. 1 mit *Gk* bezeichnet, in den Querschnitten 4 und 5 mit Gk^1 und Gk^2. Die Basis der Glocke, der Teil, in dem die beiden Kerne liegen, wird von zwei Zellen umfaßt, von denen jede halbkreisförmig gestaltete Räume umschließt, die bei anderen Arten als Seitentaschen der Glocke beschrieben werden. In Fig. 1, 2 und 5 sind diese Zellen mit s^{5-6} gekennzeichnet. Dadurch, daß diese Zellen nicht miteinander auf der Dorsalseite verschmolzen sind, ist eine Öffnung enstanden, die eine Verbindung herstellt zwischen Glockeninnerem

und der Leibeshöhle. Dies ist die einzige Öffnung, die ich beobachtete, es fehlt mithin eine ventrale hintere Öffnung, wie sie SÄFFTIGEN für Ech. angustatus beschreibt, während er sie bei Ech. clavaeceps und proteus ebenfalls vermißt. Unterhalb der die Seitentaschen bildenden Zellen liegen vier säulenförmige Zellen, die (s^{7-10}) nur im Anfangsteil frei, zu je zwei miteinander verschmolzen sind und so die beiden Eileiter E^1 und E^2 herstellen. Zu diesen Zellen kommt noch eine unpaare Zelle, die außen den beiden Eileitern und dem Anfang des Uterus aufliegt, von dem die beiden Eileiter umfaßt werden und eine Strecke lang umhüllt werden, wie es Fig. 2 und 9 zeigen (*UW*-Uteruswandung, s^{7-10} Zellen des Eileiters).

Die Scheide setzt sich aus den acht Drüsenzellen zusammen, von denen die oberen kolbenartig, die vier unteren mehr kugelig angeschwollen sind. Sie stehen untereinander durch das schmale Verbindungsstück in Zusammenhang. Während ich in den kolbenförmigen Drüsenzellen den Kern nicht deutlich erkennen konnte — nach Färbung mit Karmin bleibt die Substanz dieser Zellen ungefärbt und nur ein feines Netzwerk ist erkennbar — sah ich in den vier hinteren Zellen vier große Kerne. Die beiden Sphinkteren *Sph*^{1} und *Sph*^{2} umfassen das Verbindungsstück. Ihre Wirkungsweise scheint eine sehr komplizierte zu sein. Der Innere, aus zwei Zellen, deren Grenzen wahrnehmbar sind, sich aufbauende Sphinkter umfaßt in der Weise die Scheide, daß seine Fibrillen kreuzweise verlaufen, wie es in Fig. 11 von einem tangentialen Längsschnitt dargestellt ist. Da nun auch Fasern vom oberen Abschnitt des äußeren Sphinkters, dessen Fibrillen ebenfalls auf der Außenfläche seiner Zelle verlaufen, abgehen und die Muskelzellen schräg zu der Oberfläche des inneren Sphinkters ziehen, so scheint eine Öffnung des inneren Sphinkters stattfinden zu müssen, wenn sich diese Fibrillen kontrahieren. Thatsächlich öffnen und schließen sich diese beiden Sphinkteren abwechselnd, wie ich bei einem Weibchen beobachtete, das unter dem Mikroskop fortwährend reife Eier ausstieß. Der größte Teil der Muskelfibrillen des äußeren Sphinkters verläuft ebenfalls gekreuzt oder, und dies gilt für den hintersten Abschnitt, kreisförmig.

Über die Entstehung des weiblichen Genitaltractus kann ich folgendes berichten. Zur Zeit, wo die paarigen Ovarien in einzelne Zellenhaufen zerfallen sind, treten unterhalb des Ligamentes (*Lig* in Fig. 8, Taf. VII) eine Anzahl Zellen auf, die noch nicht weiter differenziert sind. Nur vier tiefer gelegene

Zellen zeichnen sich durch ihre Größe sowie Habitus aus, es sind die beiden oberen Drüsenzellen der Scheide. Die Zellen oberhalb von ihnen bilden die Glocke nebst Glockentasche und Eileitern. Weiter treten die die Scheide umhüllenden späteren Sphinkteren in Gestalt von vier Zellen auf *sphs*, in Fig. 14. An der Basis der Scheide liegen eine ganze Reihe von Kernen und Zellen, von denen vier Kerne bald wachsen und die vier Kerne der unteren Drüsenzellen darstellen, deren Zellsubstanz bereits als fein granulierte Substanz hervortritt. Die Kerne rücken später mehr in die Mitte dieser Drüsenzellen, die sich eng berühren mit den beiden oberen *drs*. Erst durch die Entwickelung der Sphinkteren kommt die spätere erwähnte hantelförmige Gestalt zustande.

Ein weiteres Stadium ist in dem Längsschnittbild Fig. 1, Taf. VII, dargestellt. Das Ligament mit seinen zwei großen Zellen *s* hängt direkt zusammen mit der Glocke, von der zwei dunkle obere Zellen von etwa dreieckiger Form hervortreten, die die Glockentaschen bilden. Unterhalb derselben treffen wir die palissadenförmigen Zellen, die die Eileiter bilden und links zwei Zellen, die teilweise dem Uterus *U* aufliegen. Der Uterus ist bereits ein Rohr mit dünner Wandung, in der Kerne hervortreten. Muskelfibrillen sind noch nicht entwickelt worden. Die Kerne der oberen Drüsenzellen der Scheide sind verschwunden, und die Zellsubstanz ist mit der der unteren Zellen, in denen vier große länglich-ovale Kerne hervortreten, verschmolzen. Die äußeren beiden Sphinkterzellen haben sich haubenförmig über die Drüsenzellen ausgebreitet, wie auch über die beiden zum äußeren Sphinkter werdenden Zellen. Die Bildung der Fibrillen geschieht auch hier erst zu viel späterer Zeit. Die Zellen, die rechts und links an der Mündung der Scheide liegen, werden zu Muskelzellen, die mit den Längsmuskelzellen der Körperwand später zusammenhängen, wie das von Säfftigen für das erwachsene Tier geschildert worden ist [1]).

Systematischer und biologischer Teil.

Zur Diagnose von Echinorhynchus proteus Westrumb. Westrumb [2]) hat im Jahre 1821 diese Art aufgestellt und mit derselben vier Arten vereinigt, die von Rudolphi als Ech.

---

1) Säfftigen, a. o. O.

2) Westrumb, De Helminthibus acanthocephalis commentatio historico-anatomica, Hannoverae 1821, pag. 37.

tereticollis, nodulosus, ovatus und sphaericus beschrieben worden sind. Daß dies mit Recht geschehen ist, geht aus seinen Erörterungen hervor. WESTRUMB läßt dieser neuen Art 16—20 Hakenreihen zukommen. Wie die Haken beschaffen sind, über die Anzahl, welche in einer Reihe stehen, erfahren wir von ihm ebensowenig etwas wie von allen späteren Autoren, so daß eine Bestimmung der meisten Echinorhynchen nach den Diagnosen oft zu den Unmöglichkeiten gehört.

DIESING [1]) giebt von dieser Art folgende Diagnose: Proboscis cylindrica demum subclavata uncinorum seriebus 8—10. Bulla inermis. Collum longum cylindricum, basi incrassatum, inerme. Corpus teres oblongum, retrorsum attenuatum vel obovatum et obtusum, inerme, aurantiacum. Longitud. 3—10‴.

Auffallend an dieser Diagnose ist die Angabe, daß nur 8—10 Hakenreihen dieser Art zukommen sollen, während WESTRUMB 16—20 Reihen zählte. DUJARDIN und MOLIN lassen unserer Art ebenfalls zwischen 16—20 Reihen zukommen. Diese Widersprüche aufzuklären, wendete ich mich an Herrn Dr. VON MARENZELLER, welcher mir das gesamte Material von Ech. proteus, welches DIESING vorgelegen hat, zum Vergleich überließ.

Ich konnte so Echinorhynchen, die alle als Ech. proteus bestimmt waren, untersuchen aus: Acerina cernua, Gobio vulgaris, Cottus gobio, Platessa flesus, Lota communis, Leuciscus virgo, Leuciscus rutilus, Barbas communis, Thymallus vexillifer, Phoxinus laevis, Abramis ballerus, Alburnus bipunctatus, Idus melanotus, Anguilla vulgaris, Accipenser huso, Accipenser ruthenus, also aus 16 verschiedenen Wirten, die sich auf 14 Gattungen verteilen. Ich selbst fand die WESTRUMB'sche Form in Trutta fario und Esox lucius, von LINSTOW in Squalius cephalus und Osmerus eperlanus. Weiter untersuchte ich Exemplare aus der in dem Zoologischen Museum zu Göttingen befindlichen MEHLIS'schen Sammlung, welche aus verschiedenen Süßwasserfischen stammten.

Die Untersuchung der Wiener Sammlung ergab, daß unter Echinorhynchus proteus WESTR. von DIESING zwei ganz verschiedene Arten vereinigt waren, von denen die eine stets 10 Hakenreihen, die andere zwischen 23 und 24 Hakenreihen besitzt. Auf die mit 23 Reihen versehene Art paßt die WESTRUMB'sche Beschreibung.

---

1) Systema Helminthum, vol. II, pag. 51.

Für die zweite Art führe ich einen neuen Namen ein und nenne sie nach unserem Helminthologen Dr. von Linstow Echinorhynchus Linstowi.

Beide Arten schildere ich, was ihre Haken, die Anzahl und Form derselben anbetrifft, ausführlich getrennt:

Echinorhynchus proteus Westrumb. Diese Art, welche ich aus dem Darm von Leuciscus rutilus, Leuciscus virgo, Acerina cernua, Gobio vulgaris, Cottus gobio, Barbus communis, Platessa flesus, Lota communis, Phoxinus laevis, Trutta fario, Esox lucius und Anguilla vulgaris sowie Accipenser ruthenus untersuchen konnte, besitzt 3 verschiedene Typen von Haken, worauf man bisher noch niemals geachtet hat. Als regelmäßige Zahl der Hakenreihen gilt, daß

vom	I.	Typus	12	Reihen Haken
vom	II.	„	9	„ „
vom	III.	„	2	„ „

vorkommen. Kleine Variationen können eintreten, indem bei den Reihen des zweiten Typus eine fehlen oder eine mehr vorhanden ist. Auch beim ersten Typus kann eine Reihe fehlen.

Für drei Exemplare unserer Art aus dem Darm von Gobio vulgaris sind die Zahlenverhältnisse folgende:

I.	Typus	12, 11, 12
II.	„	10, 10, 9
III.	„	2, 2, 2
		24, 22, 23

Bei Exemplaren von Acerina cernua betrug die Summe der Hakenreihen 24, bei Lota communis 23 Reihen, bei Exemplaren von Leuciscus virgo schwankte sie zwischen 23 und 25.

Der erste Hakentypus besetzt in gewöhnlich 12 Reihen die Spitze des Rüssels. Diese Haken sind sehr kräftig gebaut, gekrümmt, während ihre Wurzel an der Basis gespalten ist, wie Fig. 4, 5, 9, 12, Taf. XII, zeigen. Bald ist der Haken so lang wie die Wurzel, bald kürzer als diese. Die Länge der Haken beträgt zwischen 0,05 und 0,03 mm, die Höhe der Wurzel bis 0,06 mm. Je nach der Größe der Tiere ist die Länge eine verschiedene. Unser Maß gilt für ein junges Tier mit eben ausgebildeten Geschlechtsprodukten.

Diese Haken stehen in Reihen zu je 10 Stück, was sehr wichtig für die Bestimmung dieser wie aller Arten Echinorhynchen ist, wenn auch bisher kaum darauf geachtet worden ist.

Der zweite Hakentypus. Die Haken, welche ebenfalls je 10 in einer Reihe stehen, sind kleiner und schmächtiger gebaut; ihre Wurzelbasis ist ebenfalls gespalten, wie die Figuren 6, 7, 10, 14, Taf. XII, erkennen lassen. Die gewöhnliche reguläre Zahl der Reihen ist 9. Die Größe dieser Haken beträgt ungefähr 0,03 mm. Sie sind weniger gebogen als die des ersten Typus.

Der dritte Hakentypus. Zwischen der letzten Reihe des zweiten und den Reihen dieses Typus besteht ein Zwischenraum. Die 2 Reihen unseres dritten Typus stehen gerade an der Grenze zwischen Rüssel und Hals. Bei oberflächlicher Betrachtung könnte man glauben, daß die zwanzig Haken in einer Reihe ständen, thatsächlich aber stehen sie alternierend sehr eng zu je 10 in zwei Reihen. Die Haken sind schmächtig, langgestreckt, schwach oder gar nicht gekrümmt, wie Fig. 8, 11, 15 und 16 wiedergeben. Sie unterscheiden sich von den zwei geschilderten Arten dadurch, daß von ihrer Wurzel ein Fortsatz nach oben ausgeht, oder daß die Wurzel, um es anders auszudrücken, mehr nach oben als nach unten ausgebildet ist. Die Länge der Haken beträgt etwa 0,05 mm. Durch diese eigentümlichen Haken ist es möglich, selbst die reifen Larven sofort zu bestimmen.

Die Larven von Echinorhynchus proteus und ihre Wirte (Gammarus pulex und verschiedene Süßwasserfische). Nach den Angaben Leuckart's leben die Larven von Ech. proteus in Gammarus pulex. Diese Larven, welche ich ebenfalls teils durch Züchtung in allen Stadien erhielt, teils auch in den frisch gefangenen Tieren in der Leibeshöhle auffand, besitzen im ausgewachsenen Zustand die drei Typen von Haken in den Reihenzahlen 12, 9, 2, so daß sie unschwer zu erkennen sind.

Dr. von Linstow fand zuerst in der Leibeshöhle von Phoxinus laevis Echinorhynchuslarven, welche er mir zur weiteren Bearbeitung zur Verfügung stellte. Indem ich nun mein Augenmerk auf die kleineren Fischarten der Leine, sowie des Mühlbaches, der durch die Stad Göttingen fließt, richtete und eine sehr große Anzahl, über 100 Stück von Phoxinus laevis, Cobitis barbatula, Gobio fluviatilis, Gasterosteus aculeatus und pungitius untersuchen konnte, fand ich in allen genannten Arten als gewöhnliches regelmäßiges Vorkommen dieselben Echinorhynchenlarven, wie in Phoxinus laevis. Bei dieser Art traf ich im Mai kein einziges Exemplar ohne dieselben an. Meist waren mehr als zwei, bis zu sechs Larven vorhanden, welche der Leber auflagen, wie ich bereits oben

beschrieben habe. Anfangs war ich der Meinung, daß ich es mit einer Larve zu thun hätte, deren ausgewachsene Form noch unbekannt sei. Nach allen möglichen Vermutungen, wer der Wirt dieser Larven sei — Fütterungsversuche an Enten u. s. w. blieben ohne Erfolg — konnte ich in der Bachforelle Trutta fario den definitiven Wirt finden. Diese Art kommt in der Leine sehr häufig vor, in welche sie aus den zahlreichen Nebenbächen gerät. In der Bachforelle konnte ich die Larven von dem ersten Freiwerden aus halb-verdauten Fischen an bis zu den von Geschlechtsprodukten strotzenden erwachsenen Tieren in allen Übergängen verfolgen. Die Larven entwickeln sich zu kräftigen Ech. proteus und sind von dieser Art aus anderen Fischen nicht mehr zu unterscheiden, so daß also aus den Larven, sei es, daß sie Gammarus pulex als Zwischenwirte, oder Phoxinus laevis hatten, die gleiche Art hervorgeht. Nur geringe Unterschiede in der Färbung könnten geltend gemacht werden. So unerwartet mir selbst dieses Resultat ist, daß ein Fisch, beispielsweise Phoxinus laevis, sowohl Zwischenwirt als Wirt für Ech. proteus sein kann, so läßt sich doch an dem Resultat nichts ändern, denn bis auf die feinsten histologischen Merkmale, im Bau aller ihrer Organe und nicht nur in Anordnung und Zahl der Haken stimmen die Larven aus Krebs und Fisch überein.

Es ist, soweit unsere Kenntnis jetzt reicht, diese Art der einzige Echinorhynchus, welcher zwei Zwischenwirte besitzt. Aber auch unter den Parasiten überhaupt finden wir wohl nur die Trichinen, welche im Menschen sowohl den definitiven Wirt (Darmtrichine), als auch den Zwischenwirt (Muskeltrichine) sieht, wie unsere Art die oben genannten Fische als definitive Wirte (in der geschlechtsreifen Form im Darm) als auch als Zwischenwirte (in der Larvenform in der Leibeshöhle) besitzt.

Es ist das Vorkommen dieser Larven im Leberparenchym keineswegs ein vereinzeltes, sondern man trifft kaum ein Individuum der genannten Fische, in denen nicht mindestens einige Larven sich fänden. Ich habe Phoxinus laevis im Mai 1890 gefunden, die zwanzig entwickelte Larven besaßen, die teils an der Lunge, teils an den Mesenterien befestigt waren. Meine Beobachtungen erstrecken sich über einen Zeitraum von zwei Jahren, in dem ich in jedem Monate des Jahres (mit Ausnahme Januar, März, Juli 1890) eine Anzahl dieser Fische untersuchte. Das konstante Vorkommen zeigt, daß wir es mit normalen, nicht etwa mit verirrten Larven zu thun haben.

Fragen wir, wie eine solche Infektion vor sich gehen mag, so

möchte ich folgende Erwägungen als die wahrscheinlichsten hinstellen.

In den Mägen von Phoxinus laevis und der übrigen genannten Fische werden die Gammarus-Krebschen in einer oft unglaublichen Menge angetroffen. Sie bilden die Hauptnahrung dieser Fische, wenigstens hier in der Leine und dem Mühlbach. Hatte sich nun ein Gammarus soeben infiziert mit Eiern des Ech. proteus, die noch nicht in seinem Darm zur Weiterentwickelung gelangt waren, so werden die jungen Larven, sobald der Gammarus vom Phoxinus verzehrt ist, jetzt im Darm des Fisches sich weiter entwickeln, ihre Eihäute durchbrechen und die Darmwand durchbohren, genau wie sie es im Gammarus thaten. Sie kommen, vollständig ausgebildet, endlich in der Leber zur Ruhe, indem von seiten des Wirtes eine schützende Hülle um sie abgesondert wird. Werden nun die Fische von der Forelle gefressen, so entwickeln sich die Larven im Darm derselben zu den geschlechtsreifen Ech. proteus. Dabei kann aber die Forelle sich auch dadurch infizieren, daß sie direkt Gammarus verzehrt, doch würde dies nur für junge Exemplare gelten, da ich in den Därmen von größeren Tieren fast nur Fische oder Reste von solchen antraf.

Echinorhynchus Linstowi n. sp. In vier Gläsern der Wiener Sammlung fanden sich Exemplare dieser neuen Art, welche von Diesing als Ech. proteus bestimmt waren. Es stammen die Exemplare aus dem Darm von Abramis ballerus, Idus melanotus, Alburnus bipunctatus und Accipenser huso. Die Grösse der Tiere beträgt bis 1 cm, die Rüssellänge 0,54 mm, die Halslänge 0,97 mm, während die Breite der Spiritusexemplare bis zu 1 mm betrug. Der Hals wie Rüssel ist drehrund und ist seine Gestalt am besten aus Fig. 17, Taf. XII, zu ersehen. Die Haken kommen in 2 Typen vor. 9 Reihen bilden den ersten, 1 Reihe den zweiten Typus. Die Haken stehen zu 6 in einer Reihe, so daß bei 10 Reihen 60 Haken vorhanden sind, eine Zahl, von der ich keine Abweichung fand.

Die Haken des ersten Typus, Fig. 18, 19, 20, Taf. XII, sind bei derselben Vergrößerung wie die von Ech. proteus gezeichnet (Fig. 4 — Fig. 16 ders. Tafel). Ihre enorme Größe fällt sofort in die Augen. Sie sind 0,1 mm lang, während die Länge der Hakenwurzel 0,08 mm erreichen kann. Sehr eigenartig sind die beiderseitigen flügelartigen Auswüchse rechts und links vom Hakenursprung (Fig. 19, 20).

Der zweite Hakentypus wird von fünf sehr kleinen, in

einer Reihe stehenden, 0,05 mm messenden Haken gebildet, die am Übergang des Rüssels in den Hals stehen (Fig. 21, Taf. XI). In Fig. 22 ist ein Chitinhaken, wie er sich von dem centralen Mark losgelöst hat, dargestellt.

In welchem Zwischenwirt die Larve dieser Art wohnt, kann ich nicht angeben. Es dürften aber wohl auch die Gattungen Asellus und Gammarus in Betracht kommen. Von ihrer Anatomie erwähne ich nur, dass die Lemnisken zwei 0,4 mm lange Gebilde sind.

Eine kuglige Anschwellung, wie sie bei Ech. proteus und einigen anderen Arten unterhalb des Rüssels auftreten kann, fand ich bei dieser Art bei keinem der mir vorliegenden Exemplare.

Echinorhynchus Lutzii n. sp. Diese neue Art wurde von Dr. Lutz in Brasilien im Darme von Bufo agua aufgefunden. Sie ist ungemein häufig und kommt in großer Anzahl vor. Ich nenne diese Art, die mir durch Dr. von Linstow übermittelt wurde, zu Ehren des verdienten Forschers, dem wir unter anderen Untersuchungen die eingehenden Mitteilungen über Ankylostomum duodenale [1]) in Brasilien verdanken, Ech. Lutzii.

Die weiblichen Tiere erreichen eine Länge von 2,6 cm (alle Maße gelten für die Spiritusexemplare) bei einer Breite von 2 mm, die Männchen sind kleiner und dadurch leicht schon äußerlich erkennbar. Der Rüssel ist vorn zugespitzt, walzenförmig und beim ausgewachsenen Weibchen 0,5 mm lang. Er wird von 12 Reihen Haken besetzt, die zu 8 eine Reihe bilden (Fig. 30, Taf. XII). Die Haken sind stark gekrümmt, sämtlich gleichmäßig gebaut. Ihre Länge beträgt 0,1 mm, die der kräftigen 0,03 mm breiten Wurzel 0,08 mm. Letztere zerfällt, wie bei der Ansicht von vorn hervortritt, Fig. 32 b, in zwei Hälften. Der Rüssel setzt sich fort in einen kurzen, 0,3 mm langen Hals. Der Körper zeigt mehrfache Ringelungen, die aber keiner inneren Segmentierung entsprechen.

Die Haut zeigt das Kanalsystem in starker Entwickelung. In den beiden Längslakunen ist eine deutliche Begrenzungsmembran wahrnehmbar, die sich durch starkes Lichtbrechungsvermögen auszeichnet. Nur da, wo die Seitenlakunen sich abzweigen, ist diese Membran unterbrochen. Die Lakunen sind ganz unregelmäßig entwickelt, sie durchziehen die Haut nach allen Seiten, sich untereinander verbindend. Die unterhalb der Cuticula *c* in Fig. 5,

1) Lutz, Ueber Ancylostomum duodenale und Ancylostomyasis, in: Sammlg. klin. Vortr. v. Volkmann, Nr. 255—256, Leipzig 1885.

Taf. XIII, gelegene oberflächliche Hautschicht zeigt ringförmig verlaufende Fibrillen, während die parallele Streifung der obersten an die Cuticula angrenzenden Lage wenig hervortritt. Es sind die bei den einheimischen Formen beobachteten Fasersysteme bis auf das erwähnte nicht entwickelt. Die senkrecht die Haut durchsetzenden feinen Fibrillen lassen sich bis zur Cuticula verfolgen. Die Kerne liegen neben den Lakunen im Hautparenchym, teils trifft man sie einzeln in ihnen selbst an. Nach der Muskulatur hin wird die Haut durch eine strukturlose Membran abgegrenzt.

Die Muskulatur setzt sich zusammen aus einer Ringmuskelschicht, deren einzelne Zellen leicht zu erkennen sind. Wie aus Fig. 5, Taf. XIII, einem Längsschnitt durch die Körperwand hervorgeht, liegt die kontraktile Substanz in Gestalt einer Platte der Zelle auf. Diese Platte zeigt eine parallele Streifung, indem die einzelnen auf dem Querschnitt punktförmigen Fibrillen zu radiär gestellten Fibrillenplatten verschmolzen sind. Nach längerem Verweilen in Alkohol tritt leicht ein Zerfall dieser Platten in den einzelnen Fibrillen ein. Die Längsmuskulatur besteht aus Muskelzellen, bei denen die Fibrillen allseitig abgeschieden worden sind, und die Bildungszelle samt kern im Innern eingeschlossen liegen.

Die Lemnisken sind 1,1 mm lange Organe. In jeden führt eine Lakune, die sich alsbald verzweigt. Man kann zwei Längslakunen durch das ganze Organ verfolgen, von denen Seitenäste, die sich wieder verzweigen, abgehen. Auf dem Querschnitt erscheint jeder Lemniscus gelappt. Die platten Kerne mit Kerngerüst liegen im Parenchym, das aus einer gallertigen Grundsubstanz besteht, die von nach allen Richtungen verlaufenden Fasern durchsetzt wird.

Von großem Interesse sind die Eier. Die Eiballen bieten denselben Bau wie bei anderen Arten. Die reifenden Eier liegen peripher, während centralwärts die sich nicht zu Eizellen entwickelnden Ureier lagern. Das ovale Ei von 0,033 mm Länge stößt, noch in den Eiballen gelegen, zwei Richtungskörperchen aus, die noch eine lange Zeit nachher bemerkbar sind (Fig. 33, Taf. XII). Die Furchung, die ich hier nicht näher beschreiben will, schließt sich ganz an die Weise an, die ich für Ech. acus schilderte. Das Vier-Blastomeren-Stadium ist in Fig. 33 abgebildet. Das ausgebildete Ei, das mit seinen Hüllen eine Länge von 0,1 mm hat, bei einer Breite von 0,02 mm, trägt im Innern den von drei Hüllen umschlossenen, 0,06 mm langen und 0,02 mm breiten, ovalen Embryo, dessen centrale Entodermmasse deutlich hervortritt. Die

einzelnen Hüllen sind einfach eiförmig, und ist die zweite Hülle besonders stark entwickelt. Zwischen ihr und der äußeren dünnen Hülle liegt ein eigentümlicher Apparat, der aus parallel zur Eiachse verlaufenden Fasern besteht (Fig. 33, Taf. XII). Diese Fasern biegen an den Polen schleifenartig um und umhüllen den Embryo allseitig. Trifft man nun Eier an, bei denen die äußere Hülle gesprengt ist, so sieht man dann die Fasern an dieser Stelle etwas gequollen hervortreten, und es hat den Anschein, als ob sie die Sprengung bewirkt hätten und dies ihre Funktion sei.

Die Haken, die der Embryo auf seinem vorderen Pole trägt, fand ich in der Siebenzahl. Sechs von ihnen haben eine meiselartige Gestalt, während einer besonders deutlich durch sein hakenförmig gebogenes Ende hervorragt. Er gleicht den Haken, wie sie die Onkosphären der Cestoden besitzen. Fig. 32 c, Taf. XII, giebt diesen 0,01 mm langen Haken, sowie einen einfachen Haken stark vergrößert wieder. Von den übrigen Organen habe ich die Rüsselscheide mit dem Gehirnganglion untersucht. Die Ganglienzellen sind zum größten Teil unipolar, indem aber der eine Fortsatz innerhalb des Ganglions sofort in weiteres zerfällt. Fig. 37 zeigt das Gehirn mit seinen vorderen und hinteren Nerven, die im Bau nichts wesentlich Abweichendes bieten. Die Retraktoren des Rüssels in der Rüsselscheide bestehen aus einer großen Anzahl anastomosierender Zellen, wenigstens acht oder zwölf. Der Kranzmuskel, welcher im Umkreis der Rüsselscheide an der vorderen Körperwand ansetzt, ist von mächtiger Entwickelung. Die männlichen Geschlechtsorgane bieten nichts vom Typus Abweichendes.

Echinorhynchus clavula, Duj. Dujardin[1]) beschreibt in seinem Helminthenwerke eine Echinorhynchusart unter dem Namen Ech. clavula. Hauptsächlich auf die 30—32 Hakenreihen hin identifiziere ich den von mir in der Forelle gefundenen Wurm mit dieser Form, obgeich eine Abbildung weder des Tieres noch der Haken vorliegt. Die Hakenlänge wird mit 0,078 mm angegeben, die Hautfarbe als weiß, die Länge des Tieres 4,7 mm. Als Wirte werden Cyprinus brama, carpio anguilla, Salmo fario, Gobius niger, Lepadogaster gouani genannt.

Die Würmer fand ich in einer ausgewachsenen Forelle, wo sie in großer Anzahl den Darm bevölkerten. Ihre Farbe war

---

1) Dujardin, Histoire naturelle de Helminthes ou vers intestinaux, in: Nouvelles suites à Buffon, Paris 1845, p. 532.

orangegelb. Die Körperlänge schwankte zwischen 1 und 1,5 cm, die Breite beträgt ungefähr 0,6 mm. Auf den langen Rüssel, der 32 Reihen bis auf die letzten 2 Reihen gleich gebauter Haken trägt, folgt unmittelbar der Körper, während DUJARDIN einen kurzen Hals für seinen Wurm angiebt. Die Länge des walzenförmigen Rüssels beträgt 1,3 mm. Die 0,07 mm langen Haken sind stark gekrümmt und stehen zu je 10 in einer Reihe. Die letzten beiden Hakenreihen besitzen 0,05 mm lange, nicht gekrümmte Haken, die in rechtem Winkel zur Rüsseloberfläche stehen. Sie sitzen mit einer kurzen Wurzel in ihrer Bildungsschicht.

Die Lemnisken mit ihrem großen Kern, sowie die Rüsselscheide habe ich bereits im speziellen Teile besprochen, ich wende mich daher zum Gehirnganglion, das eine abweichende Lagerung besitzt. Trafen wir es bei allen anderen Arten in der Tiefe der Rüsselscheide an, so liegt es bei dieser Art zur halben Höhe, wie Fig. 7, Taf. XI, zeigt. Es wird von den Rüsselretraktoren umgeben und hat eine spindelige Gestalt. Seine Länge beträgt 0,2 mm, seine Breite 0,07 mm, die einzelnen Ganglienzellen messen etwa 0,02 mm und zeichnen sich durch ihren 0,01 mm großen Kern aus. Die Retinacula mit ihren Nervenfasern treten eine kurze Strecke hinter dem Ganglion aus, um sofort zur inneren Fläche der Körperwand zu ziehen. Sehr stark ist die Muskulatur entwickelt, so vor allem der an der Grenze des Rüssels und Körpers entspringende aus einer Anzahl Längsmuskelzellen bestehende Rückziehmuskel *MRc*, der auch das Ligament umhüllt und an der Körperwand befestigt. Rechts und links vom Ligament treten die Retraktoren der Rüsselscheide aus, um die halbe Leibeshöhle zu durchziehen und dann die Verbindung mit der Körperwand einzugehen.

Die Hakentypen bekannter Arten. Nach den älteren Diagnosen, wie sie bei DIESING zusammengestellt sich finden, ist es meist unmöglich, die einzelnen Arten mit Sicherheit zu bestimmen, da die Zahl der Hakenreihen, und dazu noch sehr ungenau, allein angegeben ist. Welche Gestalt die einzelnen Haken aber besitzen, ob verschiedene Typen von Haken bei derselben Art vorkommen, in welcher Anzahl die Haken in einer Reihe stehen, darüber finden wir nichts. Und doch ist ohne diese Daten eine sichere Bestimmung unmöglich. Das Ideal eines systematischen Werkes, wie es für die Bandwürmer teilweise durch den dänischen

Forscher KRABBE gegeben worden ist, haben wir für die Echinorhynchen noch nicht. Allerdings sind auch für diese Gruppe die Verhältnisse schwierigere, da die Haken nicht so ohne weiteres bei allen Arten deutlich mit ihren Wurzeln hervortreten, wie es bei den Cestoden der Fall ist. Für einige der bekannteren Arten mache ich im Folgenden den Anfang, indem ich ihre Haken genau mit der Camera abgebildet habe, und die Anzahl der Reihen, sowie die Anzahl innerhalb jeder Reihe, ihre Größe und Form festgestellt habe. Eine ausführliche Systematik dieser Gruppe soll, sobald sich meine Sammlungen weiter vervollständigt haben, folgen.

1. Echinorhynchus angustatus. Nach DIESING [1]) kommen dieser Art 8—20 Hakenreihen zu. Bei den mir vorliegenden Tieren finde ich 15 Hakenreihen als normales Vorkommen. Diese verteilen sich auf 2 Hakentypen. Die größere Art steht in 13 Reihen zu je 8 in einer Reihe. Es sind 0,1 mm lange Haken, die ein Längskanal durchzieht, wie Fig. 24, Taf. XII zeigt. Von der Fläche betrachtet, Fig. 26, zeigen die Wurzeln sich jederseits vom Hakenursprung dreieckig verbreitert. Die Wurzeln sind so charakteristisch gebildet, daß man an ihnen allein die Art bestimmen kann. Sie sind kürzer als die Haken. Die Haken des zweiten Typus, Fig. 25 a, sind gestreckt und inserieren mit einer kurzen Wurzel in ihrem Bildungsgewebe. Sie sind kürzer als die des vorigen Typus und brechen leicht ab, so daß man selten Tiere mit vollständig erhaltenen Haken erhält. Auch diese Form steht in 2 Reihen zu je 8 in einer Reihe. Dabei sind die Reihen sehr genähert, so daß sie bei oberflächlicher Betrachtung die wenig alternierenden Haken für in einer Reihe stehend angesehen werden könnten.

2. Echinorhynchus polymorphus. Für diese Art finden wir bei DIESING 8 Reihen verzeichnet. Die Bestimmung wird durch die ihr zukommenden kleinen Häkchen am vorderen Körperteile erleichtert. Von den beiden Hakentypen finden sich in Fig. 27 und 28 zwei Haken aus verschiedenen Reihen wiedergegeben. Die Haken stehen zu je 8 in einer Reihe und besetzen den Endteil des Rüssels in 8 Reihen gekrümmter, nur 0,06 mm langer Gebilde, deren Wurzel bald länger bald kürzer ist als der Haken. Bei den verschiedenen Individuen variiert dieses Verhalten sehr. Ebenso variabel kann bei demselben Tier die Krümmung der

1) DIESING, Systema helminthum, Bd. II.

Haken sein. Sie können in den ersten Reihen langgestreckt, einfach gekrümmt sein, während in den folgenden Reihen die Spitze der Haken etwas aufwärts gekehrt ist (Fig. 29).

Die Haken vom zweiten Typus sind gestreckt, stehen ebenfalls in 8 Reihen wie die des ersten und zeigen einen Längskanal in ihrem Innern. Die Wurzeln sind kurz, bald nach aufwärts in eine Spitze ausgezogen, bald mehr abgerundet. Ihre Länge beträgt ungefähr 0,04 mm.

3. Ech. clavaeceps. Auch dieser Art kommen zwei Formen von Haken zu. Sie besitzt drei Reihen von Haken, indem je 6 eine Reihe bilden. Variationen, wie DIESING angiebt, wenn er ihr 3—6 und mehr Reihen zuschreibt, finden sich unter meinen Individuen nicht.

Die erste Reihe besteht aus sechs 0,07 mm langen, an ihrer Basis gebogenen Haken, mit kurzer Wurzel (Fig. 3, Taf. XIII), während zwei Reihen kleiner, kürzerer, 0,03 mm langer Haken unter den ersten stehend den kurzen Rüssel besetzen.

Zur Lebensweise von Ech. proteus. Da ich Ech. proteus aus den verschiedensten Fischen zur Untersuchung hatte und sowohl junge wie ältere Tiere in großer Menge mir zur Verfügung standen, so kann ich eine Anzahl von Angaben über die Lebensweise dieser Tiere geben.

Die jungen Tiere bis ein Centimeter lang (in ausgestrecktem Zustande von der Rüsselspitze an bis zum Körperende gemessen), liegen frei im Darm, nur selten traf ich sie angeheftet. Sie sind dann meist plattgedrückt, hier und da sieht man eins mit prall gefülltem Leibe. In den kleineren Fischen wie Gobio vulgaris, Leuciscus virgo, Lota communis, jungen Forellen, Thymallus vexillifer werden sie überhaupt selten größer, während sie in Acerina cernua, Alburnus bipunctatus und Esox lucius, Trutta fario die doppelte Länge oder darüber erreichen. Es richtet sich ihre Größe nach der Größe des Fisches Zu gewisser Zeit, das heißt, wenn die Würmer ein gewisses Alter und Größe erreicht haben, erfolgt die Festsetzung in der Darmwand. Alte und große Ech. proteus findet man stets festgeheftet. Dann sitzen sie oft einer neben dem anderen und die Innenfläche der Darmwand ist wie gespickt mit den orange gefärbten Tieren, von denen nur der Endteil des Körpers hervortritt, während Rüssel und Hals in der Schleimhaut liegen, wie es Fig. 23, Taf. XII, zeigt. Es ist der Rüssel so tief eingedrungen, daß er auf der Rückseite die Darm-

wand papillenartig hervortreibt. Die Hülle, die seitens des Fisches um Rüssel und Hals abgeschieden wird und die verkalkt, habe ich bereits oben geschildert, ebenso in welcher Weise der Wurm dadurch fest an den einmal gewählten Platz gebannt ist.

Die Befestigungsweise des Echinorhynchus im Darm ist eine ganz abweichende als wie die eines Bandwurmes. Während letzterer sich nur mit seinen Saugnäpfen an der Schleimhaut des Darmes festsaugt und nur, falls ein Rostellum mit Hakenbewaffnung vorhanden ist, dieses zwischen den Epithelzellen der Schleimhaut eingesenkt liegt, so liegt beim Echinorhynchus der ganze vordere Körperabschnitt, das heißt der Rüssel, und falls ein Hals vorhanden ist, auch dieser tief eingebohrt in der Darmwand. Ech. proteus durchbohrt nicht nur die Schleimhaut, sondern das Rüsselende ragt bis tief in die Muskelschicht der Darmwand. Während aber nun weiter der Bandwurm allseitig umspült wird vom Darminhalt, so gilt dieses beim Echinorhynchus nur für den Körper, ausgenommen Hals plus Rüssel. Nimmt man nun an, daß die Nahrung von unseren Würmern aus dem flüssigen Darminhalt durch die Haut des freien Körperteiles aufgenommen wird, so hätten wir dann das gesamte Lakunensystem der Haut als mit den Nahrungssäften erfüllt zu denken. Vollständig von diesem abgeschlossen ist aber das Lakunensystem des Rüssels plus Halses, welches mit den Lemnisken in Verbindung steht. Die Flüssigkeit, welche in diesem System sich bewegt, ist ebenfalls eine vollständig abweichende, indem sie sich bereits durch ihre Färbung unterscheidet. Dieses mit den Lakunen der Lemnisken in Verbindung stehende Lakunensystem scheint mir mit weit größerem Rechte als dasjenige angesehen zu werden müssen, in welchem der Ernährungssaft sich bewegt, das heißt die durch die Haut des Rüssels und des Halses — welche beide bei der Befestigung in die Schleimhaut der Darmwand eingesenkt liegen — auf endosmotischem Wege aufgenommene bereits veränderte flüssige Nahrung. Diese gelangt durch die Lakunen des Halses (falls derselbe nicht fehlt) in die Lemnisken. Daß hier eine Veränderung mit dem Nahrungssaft vorgeht, darauf deutet das Parenchym dieser Organe hin. Von den Lemnisken, diesen paarigen, drüsigen Organen aus gelangt die Flüssigkeit durch Osmose in die Leibeshöhle, und hier umspült sie als Leibeshöhlenflüssigkeit die Geschlechtsorgane, die Rüsselscheide und die Muskulatur der Körperwand. Von ihr aus wird in den Muskeln das Fett in Gestalt von Tropfen und Kügelchen abgeschieden, um

bei Bedarf, zum Beispiel beim Reifen der Geschlechtsprodukte, verbraucht zu werden.

Auf welche Weise werden die für den Körper nicht mehr brauchbaren Stoffe entfernt? Bei den weiblichen Tieren können die unbrauchbaren Produkte des Stoffwechsels, sofern sie in der Leibeshöhle vorhanden sind, vielleicht durch die Glocke und den Uterus hindurch entleert werden. Bei den männlichen Tieren ist jedoch ein solcher Weg unmöglich, da die Leibeshöhle nicht mit der äußeren Welt in Verbindung steht. Als Exkretionsflüssigkeit sehe ich deshalb die in den beiden Längskanälen des Körpers und deren Verbindungsästen vorhandene Flüssigkeit an, welche auf demselben Wege, wie die Nahrung aufgenommen wurde, nach außen entleert werden muß, da keinerlei Öffnung vorhanden ist. Die Exkretionslängskanäle sind dann analoge Bildungen wie die Längskanäle oder Wassergefäße der Cestoden. Homolog können sie diesen nicht sein, da sie im Ektoderm gebildet werden, die Cestoden aber ein solches verloren haben und ihre Wassergefäße in der Bindesubsanz entstehen und lagern (vergl. den zweiten Teil dieser Monographie).

Allgemeiner Teil.

Die direkte Kernteilung der Hautkerne. Mit Ausnahme von Echinorhynchus clavaeceps, dessen Kerne auf dem Embryonalstadium dauernd verharren, machen die Riesenkerne weitere Umwandlungen durch, indem sie Ausläufer treiben, wie ich das alles oben geschildert habe. Nachdem die einzelnen Teilstücke ihre definitive Lage und Gestalt angenommen haben, kommen beim weiteren Wachstum des Wurmes fortwährend Teilungen vor. Da die Haut ein Syncytium darstellt, ist die jedesmalige Teilung eines Kernes nicht von einer Zellteilung begleitet. Bei allen von mir untersuchten und selbstkonservierten Arten habe ich niemals eine indirekte Teilung beobachten können. Es sind meine Beobachtungen zu dem auch an der frischen lebenden Haut kontrolliert werden, so daß ein Zweifel gegen sie unmöglich erhoben werden kann. Daß mir selbst meine Resultate völlig überraschend waren, da ich an dem Vorkommen der direkten Teilung überhaupt zweifelte, will ich kurz hervorheben.

Betrachten wir als typisches Beispiel die Haut von Ech. haeruca. Im allgemeinen ist die Gestalt des ruhenden Kernes oval

bis kugelig, wie es das Querschnittsbild Fig. 1, Taf. X, erkennen läßt. Eine Membran um den Kern ist vorhanden. Jedenfalls ist derselbe stets nach jeder Konservierung stark konturiert. Ein größeres Kernkörperchen, das nach Sublimatbehandlung und Färbung mit Boraxkarmin ein feinkörniges Aussehen zeigt, ist in dem hellen Kernsaft inmitten eines gering entwickelten Netzwerkes vorhanden. Außer diesem größeren Nucleolus können kleinere auftreten.

Wir treffen außer den runden Kernen langgestreckte an (Fig. 8, Taf. X, *a*), die oft eine bisquitförmige Gestalt zeigen. Die Einschnürung liegt nicht immer in der Mitte des Kernes; sie kann derart liegen, daß bei fortschreitender Teilung ein kleineres Stück abgeschnürt wird, wie es der Kern *b* zeigt. In *c* sind eine Reihe kleiner Kerne die als Abschnürungsprodukte des großen anzusehen sind, abgebildet. Mit *d* ist ein Kern bezeichnet, an dem die Ringfurche sich bereits so tief erstreckt, daß die beiden Tochterkerne deutlich erkennbar sind. Es liegen nun alle Zwischenstufen bis zur vollständigen Trennung und Abschnürung vor. Entweder trennen sich die Teilstücke sofort oder sie bleiben noch lange, nachdem sie sich nach entgegengesetzter Richtung von einander entfernt haben, in Zusammenhang durch einen fadenförmigen Plasmastrang — Kern, *e* Fig. 8 — der endlich reißt. Man kann deutlich verfolgen, daß diese Stränge vom Kern eingezogen werden. Während dieser direkten Kernteilungen zeigt sich das Kernkörperchen selten in die Länge gezogen; meist zerfällt es in einzelne Teile.

Eine Zellteilung begleitet diese direkten Kernteilungen niemals, wie schon aus der Schilderung der Haut hervorgeht.

Ebenso deutlich wie bei Ech. haeruca sind die Teilungsformen auch bei anderen Arten im erwachsenen Zustande zu verfolgen. Besonders hervorheben möchte ich jedoch noch Ech. clavula, bei dem ich an einem männlichen Tiere den Zerfall der Kerne sehr gut beobachten konnte. Während man bisquitförmige Kerne antrifft (*a* Fig. 6, Taf. XI), sind Kerne sehr häufig, die eine ganz unregelmäßige Gestalt zeigen, langgestreckt gebogen sind und mehrere Kernkörperchen besitzen. Mit *b* ist ein Kern bezeichnet, der sich nicht in zwei Teile zerschnüren wird, sondern in eine größere Anzahl, vermutlich drei oder vier. So kommt es, daß man neben großen Kernen oft mehrere kleinere antrifft, die sich dann abrunden (Kern mit *c* bezeichnet, Fig. 6, Taf. XI). Auch hier trifft man alle möglichen Zwischenstufen an.

Außer in der Haut treffen wir direkte Kernteilung in den Lemnisken, was kein Wunder nimmt, da diese ja von ihr abstammen. Kerne aus den Lemnisken zeigt Fig. 25, Taf. VIII. Die jüngeren kleinen Kerne entstehen durch Zerfall oder Abschnürung aus größeren Kernen.

Indirekte Kernteilung kommt den entodermalen Zellen zu, so teilen sich, karyokinetische Figuren bildend, die Urkeimzellen, die Eizellen, die Hodenzellen. Über die Teilung der Muskelkerne kann ich nichts Bestimmtes aussagen, doch scheinen auch sie sich indirekt zu teilen.

Wie ich in den späteren Teilen dieser Monographie zeigen werde, ist die direkte Kernteilung im Kreise der Nemathelminthen nichts Außergewöhnliches. Bei den Nematoden gelingt es, für die Strongyliden den Beweis leicht zu erbringen. Hier teilen sich wie auch bei anderen Gruppen beispielsweise die Kerne der Darmzellen stets direkt durch einfache Zerschnürung und Zerfall in zwei Abschnitte.

Die Muskulatur, Entstehung und Bau, Zusammenfassung. Die Leibeshöhle in der jungen Larve wird von einem Epithel begrenzt, dem Cölomepithel *LE*, das aus annähernd kubischen Zellen mit großem Kern gebildet wird (Fig. 8, Taf. VI). Diese Zellen scheiden an der nach außen gerichteten Fläche Fibrillen ab und werden damit zu Epithelmuskelzellen, indem sie den epithelialen Verband nicht aufgeben, sondern nach wie vor die Leibeshöhle auskleiden (Fig. 9, Taf. VI). Diese Fibrillen sind ringförmig angeordnet und bilden die Ringsmuskulatur des erwachsenen Tieres.

In diesem einfachsten Zustand bleiben die Muskelzellen bei Ech. clavaeceps erhalten (Fig. 2, Taf. XIII, *rm*). Nur liegen die Zellen jetzt nicht mehr so eng aneinander, sondern haben sich plattenförmig ausgebreitet.

Bei den übrigen Arten tritt aber in der Muskelzelle ein Wachstum ein, indem zu gleicher Zeit die Zelle vakuolisiert wird.

In Fig. 15 und 16, Taf. IV sehen wir die einzelnen Epithelmuskelzellen gewachsen, dabei sind sie nebst der fibrillären Substanz, die der äußeren Fläche wie eine Platte aufliegt, deutlich voneinander getrennt. Es repräsentiert jede Zelle das platymyare Muskelstadium. Indem nun die Zellen wachsen, sammelt sich in ihrer Marksubstanz eine Flüssigkeit an, so daß die Zellsubstanz mehr und mehr die Gestalt eines Netzwerkes annehmen muß und zunächst nur noch den Kern in größerer Menge umhüllt

Fig. 20, Taf. VIII). Diese Vakuolisierung geht immer weiter vor sich, und so erlangt die Muskelzelle allmählich ein Aussehen, wie es Fig. 13, Taf. VII und Fig. 11, Taf. XI, wiedergiebt.

Die Ringmuskulatur der Echinorhynchen besteht bei allen Arten (auch den großen geringelten) aus Zellen, bei denen die fibrilläre Substanz nur auf einer Seite gelagert ist.

Die Zellen der Längsmuskulatur sind meist nach einem anderen Typus gebaut, doch kommt bei einzelnen Arten der platymyare Muskeltypus ebenfalls vor, so bei Echinorhynchus clavula und acus.

Die langgestreckte Muskelzelle *lmz* hat ebenfalls auf nur einer Seite parallele Fibrillen ausgeschieden; während die Markschicht, oder besser der Rest der Bildungszelle oft mächtig blasig aufgetrieben in die Leibeshöhle hervorragt. In der ungefähren Mitte ragt die Markschicht am stärksten hervor, und hier liegt der große Zellkern mit seinen Kernkörperchen (Fig. 14 und 15, Taf. XI).

Bei Ech. proteus ist der Bau folgender. Die Muskelzelle ist an beiden Enden spindelig zugespitzt, während in der Mitte die Marksubstanz, den Kern umhüllend, blasig hervortritt, wie Fig. 16, Taf. VII, zeigt. Die fibrilläre Substanz ist, soweit die mittlere Partie der Zelle in Betracht kommt, nur auf der Außenseite abgeschieden, während an den beiden zugespitzten Enden die Fibrillen im ganzen Umkreis zur Ausbildung gekommen sind, wie Fig. 16, Taf. VII, in *a*, *b* und *c* zeigt.

Nach diesem Typus sind bei den meisten Arten zwei Längsmuskelzellen gebaut, die im vorderen Körperteile dicht neben der Mündung der Lemnisken liegen. Diese beiden Muskelzellen ragen kuppelförmig mit dem den Kern bergenden Abschnitt in die Leibeshöhle hervor (Fig. 1, Taf. IX). Die Bildungszelle wird allseitig von einem Fibrillenmantel umgeben, der nur da, wo der Kern liegt, durchbrochen wird. Bei den meisten Arten ist die Zelle, die eine spindelige Figur besitzt, von einem allseitig geschlossenen Fibrillenmantel umgeben, und liegt dann der Kern in dem mittleren aufgetriebenen Teile, dessen Marksubstanz sich gewöhnlich abhebt von der in den Enden befindlichen Marksubstanz (Fig. 11, Taf. IX).

Es gelingt stets, die einzelne Muskelfaser als eine Muskelzelle zu erkennen; selbst dann, wenn die Fasern miteinander Anastomosen gebildet haben, wie es bei der Ring- wie Längsmuskulatur der Fall ist. Was den feineren Bau der Muskelzelle anlangt, so besteht die kontraktile Substanz aus auf dem Querschnitt punktförmigen Fibrillen, die entweder eine neben der anderen liegen,

oder aber in Reihen zu Platten verschmolzen sind, die auf dem Querschnitt als parallele radiäre Streifung der Substanz sich zeigen. Die Marksubstanz, wenn wir, wie es für andere Würmer gebräuchlich ist, unterscheiden zwischen ihr und einer Rindenschicht (Fibrillen), trägt den Kern und wird bei den erwachsenen Formen durch ein Netzwerk dargestellt, dessen Maschen eine helle Flüssigkeit erfüllt, die, wie ich zeigte, oft vollständig erfüllt sein kann von Fetttröpfchen (Fig. 5, Taf. IX). Sowohl die fibrilläre Substanz wie die Markschicht wird bei den platymyaren Muskelzellen von einem deutlichen Sarkolemm überzogen. Ebenso sind die Muskelzellen mit allseitig geschlossenem Fibrillenmantel von einem Sarkolemm überzogen, das sich auf alle Verzweigungen fortsetzt.

Die Ähnlichkeit der Echinorhynchen-Muskulatur mit den Muskeln der Nematoden ist eine große. Die platymyaren Muskelzellen treffen wir in übereinstimmender Weise an, und die Zellen, wie sie in der Längsmuskulatur bei Ech. proteus vorkommen, und in den beiden großen Zellen des Vorderkörpers schließen sich eng an an die cölomyaren Zellen der Nematoden. Andererseits gemahnen die Muskelzellen mit eingeschlossener Bildungszelle an die Zellen, wie sie beispielsweise bei Gephyreen und Chätopoden beschrieben worden sind.

Man wird nun aus dieser Übereinstimmung im Bau noch nicht etwa berechtigt sein, auf gleichen Ursprung zu schließen, denn es liegt kein Grund vor, der die Entstehung ein und derselben Muskelzelle zu verschiedenen Malen unabhängig voneinander anzunehmen verböte.

Über die Verwandtschaftsbeziehungen der Echinorhynchen, sowie ihr Verhältnis zur Keimblätterlehre über die Zurückführung sämtlicher Organe auf Ektoderm und Entoderm wird am Schluß dieser Monographie gehandelt werden.

Ein Fall von Pädogenesis. Während die Echinorhynchen im Bau der Haut, des Rüssels wie der Rüsselscheide und der Lemnisken, also ihrer Hauptorgansysteme, wenn wir die Geschlechtsorgane bei Seite lassen, einen übereinstimmenden Bau zeigen, ist es allein eine Art, Ech. clavaeceps, die Abweichungen vom allgemeinen Schema zeigt, wie ich mehrfach im speziellen Teile hervorgehoben habe. Wir kommen, sobald man alle diese Abweichungen in Betracht zieht, dahin, sie als embryonale anzusehen, oder mit anderen Worten, Ech. clavaeceps ist eine Form, die auf dem

Larvenstadium stehen geblieben und geschlechtsreif geworden ist. Wir haben in dieser Art einen Fall von Pädogenesis vor uns, der sich anreiht an den Cestoden Archigetes Sieboldi LEUCKART [1]). Es zeigen uns Fälle wie der Archigetes und wie Ech. clavaeceps, wie sich neue Arten gebildet haben können, indem die Zeugung im unentwickelten Zustand, im Larvenstadium vererbt worden ist. Wie der Archigetes seine Entwickelung mit dem Finnenstadium abschließt, so schließt der Ech. clavaeceps seine Entwickelung im Larvenstadium ab, das durch seine Riesenkerne charakterisiert ist.

Es wäre noch eine andere Deutung für beide Formen möglich, indem man sie als Urformen betrachtet, die uns noch heute zeigen, wie die Vorfahren der Cestoden gebildet gewesen sind. Eine Deutung, die für den Archigetes sich durchführen ließe, zumal jetzt geschwänzte Cestodenlarven in neuerer Zeit in großer Anzahl bekannt geworden sind, die ganz an Cercarien in ihrem Bau erinnern.

Für unseren Echinorhynchus würde eine solche Deutung, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, ungemein unwahrscheinlich sein, jedenfalls findet seine Organisation eine einfachere Erklärung, wenn wir in ihm eine durch Phylo-Pädogenie entstandene Art sehen.

Zunächst ist die Haut mit ihren 6—10 großen Kernen auf dem Larvenstadium stehen geblieben. Eine Folge hiervon ist, daß auch die Lemnisken, die Auswüchse der Haut darstellen, nur zwei solcher Kerne besitzen, die während ihrer Entstehung in sie hineingerückt sind (Fig. 1 und 2, Taf. XIII). Weiter zeigt uns die Muskulatur den einfachsten Grad ihrer Entwickelung dauernd erhalten. Die Ringmuskelfasern mit ihren in einer Schicht abgelagerten Fibrillen stimmen mit der Larvenmuskulatur vollständig überein. Dazu ist eine schwach entwickelte Längsmuskulatur gekommen. Bei keiner Art ist die Rüsselscheide so einfach gebildet. Sie besteht aus nur einer Schicht miteinander verschmolzener Muskelzellen, es fehlt also die äußere Wandung. Auch der kurze, gering entwickelte Rüssel mit seinen wenigen Haken deutet auf eine Unterbrechung seiner Entwickelung hin. Auf die Geschlechtsorgane, vor allem die Glocke mit der Verschmelzung des Ligamentes kann man ihres einfachen Baues wegen ebenfalls hinweisen.

---

1) Archigetes Sieboldi, eine geschlechtsreife Cestodenamme, in: Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XXX, 1878.

Fassen wir alle diese Merkmale zusammen, so wird die Ansicht in Ech. clavaeceps eine in ihrer Entwickelung stehen gebliebene Larvenform zu sehen, die geschlechtsreif geworden ist, als gesichert gelten dürfen.

Verzeichnis der Abhandlungen über den Bau der Echinorhynchen.

*Andres, A., Über den weiblichen Geschlechtsapparat des Echin. gigas, in: Morpholog. Jahrbuch, Bd. 4.

Baltzer, Zur Kenntnis der Echinorhynchen, in: Archiv f. Naturgeschichte, 1880, Bd. 1.

Dujardin, Histoire naturelle de Helminthes ou vers intestinaux, in: Nouvelles suites à Buffon. Paris, 1845.

Diesing, Systema Helminthum. V. I u. II. Vindobonae, 1850.

*Fourment, Observations sur l'enkystement de l'Echinorhynchus polymorphus, in: Bull. de la soc. philomatique de Paris, 23. Dec. 1882.

Greeff, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte des Echinorhynchus miliarius Zenk. in: Archiv f. Naturgeschichte, 1864, Bd. I.

Hamann, Vorläufige Mitteilungen zur Morphologie der Echinorhynchen, in: Nachrichten v. d. K. Gesellsch. d. Wissensch. u. d. G.-Augusts-Universität zu Göttingen, 27. Febr. 1889.

Derselbe, Die Lemnisken der Nematoden, in: Zool. Anz., Jahrg. 1890.

Kaiser, Über die Entwicklung des Echinorhynchus gigas, in: Zoolog. Anzeiger, Jahrg. X, 1887.

Knüpffer, P., Beitrag zur Anatomie der weiblichen Geschlechtsorgane einiger Acanthocephalen, in: Mém. de l'Académie des sciences de St.-Petersbourg, VII. sér., T. 36, No. 12, 1888.

Koehler, Documents pour servir à l'histoire des Echinorhynches, in: Journ. de l'anat. et de la physiol. norm. et patholog. par Robin et Pouchet, Paris, 1887.

Leuckart, Helminthologische Untersuchungen. III. Über Echinorhynchus, in: Nachricht. von der G.-A.-Universität Göttingen u. d. K. Gesellsch. d. Wissensch., Nr. 22, 22. Okt. 1862.

Derselbe, De statu et embryonali et larvali Echinorhynchorum eorumque metamorphosi. Lipsiae, 1873.

Derselbe, Die menschlichen Parasiten. Ein Hand- und Lehrbuch. Bd. II, 1876.

Lespès, in: Journal de l'anatomie et physiologie. Paris, 1864.

Lindemann, K., Zur Anatomie der Acanthocephalen, in: Bulletin de la Soc. Imp. de Moscou. Bd. II, 1865.

Linstow, von, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte des Echinorhynchus angustatus, in: Archiv f. Naturgeschichte, 38. Jahrg., 1872.

*Mégnin, Recherches sur l'organisation et dévéloppement des Echinorhynches, in: Bull. d. l. soc. zool. de France, 1882.

Pachinger, Alajos, Ech. haeruca, Eredeti adatok az acanthocephalok term. rajzahoz. 1884. Kolozsvár.

Pagenstecher, Zur Anatomie von Echinorhynchus proteus, in: Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XIII, 1863.

Säfftigen, Zur Organisation der Echinorhynchen. Inaug.-Diss. Leipzig, 1884.

Schneider, A., Über den Bau der Acanthocephalen, in: Archiv f. Anatomie und Physiologie, herausgeg. von Reichert u. Du Bois-Reymond. Jahrg. 1868.

Derselbe, Über die Entwicklung von Ech. gigas, in: Sitzungsberichte der Oberhess. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde, 1871. (Nur aus dem Leuckart'schen Jahresbericht bekannt.)

Siebold, von, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Bd. II, 1846.

*Villot, Echinorhynchus clavaeceps (Zeder), Note sur son organisation et son dévéloppement, in: Bull. d. l. soc. d. scienc. nat. du Sud-Est. T. III, p. 52, 1884.

Derselbe, Sur l'état larvaire et l'hôtel intermédiaire de l'Echinorhynchus clavaeceps Zeder, in: Zool. Anz., Jahrg. VIII, 1885.

Westrumb, De helminthibus acanthocephalis commentatio. Hannover 1821.

Tafelerklärung.

Die Angaben der Objektive und Okulare beziehen sich auf ein Zeiss'sches Mikroskop. Die Abbildungen wurden fast sämtlich mit der Camera bei eingestülptem Tubus entworfen.

Tafel V.

Fig. 1. Eiballen aus der Leibeshöhle von Ech. haeruca, frisch in Überosmiums. 0,5 % Glycerin. D. oc. 3.

Fig. 2. Eiballen aus der Leibeshöhle von Ech. acus., frisch in Überosmiums. 0,5 % Glycerin. Die reifenden Eier in verschiedenen Stadien. D. oc. 3.

Fig. 3—11. Bildung der Richtungskörper und erste Furchungsstadien von Ech. acus. Fig. 3—5 aus einem Eiballen, Fig. 6—11 Eier frei aus der Leibeshöhle. F. oc. 3.

Fig. 12—20. Furchungsstadien von Ech. acus. F. oc. 3.

Fig. 19. 20. Gastrulastadium. *Ent* Entoderm, *Ek* Ektoderm.

Eig. 21. Gastrulastadium von Ech. polymorphus. 3 % Salpetersäure. Der Entoderm-Zellhaufen von dem undeutlich hervortretenden Ektoderm umgeben. F. oc. 3.

Fig. 22. Gastrulastadium von Ech. haeruca. Essigs., Methylgrün, Glycerin. F. oc. 3.

Fig. 23. Grofser Haken vom Embryo von Ech. haeruca. F. oc. 4, ausgez. Tub.

Fig. 24, 24a. Furchungsstadien von Ech. haeruca. F. oc. 3.

Fig. 25—28. Furchungsstadien von Ech. haeruca. Sublimat, Karmin, Glycerin. F. oc. 3.

Fig. 29. Furchungsstadien von Ech. acus. Alkohol, Boraxkarmin, Kanadabalsam. F. oc. 3.

Fig. 30. Gastrulastadium ohne Haken von Ech. haeruca. 3 % Salpeters., Hämatoxyl. F. oc. 3.

Fig. 31. Gastrulastadium von Ech. polymorphus, Bildung der Eihüllen. F. oc. 3.

Tafel VI.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf Ech. proteus.

Fig. 1. Junge Larve kurz nach der Durchbrechung der Darmwand aus der Leibeshöhle von Gammarus pulex. In der Haut treten die späteren Riesenkerne deutlich hervor. Die Haken am vorderen Ende sind noch erhalten. A. oc. 3. Glycerin.

Fig. 2. Weiter entwickelte Larve. Die Riesenkerne in der Haut nebst Pigmentanhäufungen erkennbar. A. oc. 3. Glycerin.

Fig. 3. Aelteres Stadium. Das Entoderm weiter entwickelt. Der Rüssel tritt bereits deutlich hervor. A. oc. 3. Glycerin.

Fig. 4. Das Entoderm aus einer Larve isoliert. (Stadium vor Fig. 2.) Glycerin. D. oc. 3.

Fig. 5. Weiter entwickeltes Entoderm. (Stadium Fig. 2.) D. oc. 3.

Fig. 6. Der Entoderm-Zellenhaufen ist zerfallen in einzelne Zellanhäufungen. *R* Rüsselanlage, *G* Gehirnganglionanlage, *GO* Geschlechtsorgananlage, *LE* Leibeshöhlenepithel. Optischer Längsschnitt. D. oc. 3.

Fig. 7. Das Leibeshöhlenepithel *LE* begrenzt die Leibeshöhle *L*. *R* Rüsselanlage, *G* Gehirnganglion, *H*. Hodenpaare, *z*, z^1 Zellen, aus denen die Ausführgänge hervorgehen. Optischer Längsschnitt durch ein älteres Stadium. D. oc. 3.

Fig. 8. Längsschnitt durch Rüsselanlage und Leibeshöhle einer Larve ♂ (ähnlich Fig. 3). *mz* Muskelzellen (Retractor proboscidis), *R* Retinacula-Anlage. *Lg* Ligament. *H* Hoden. *L-H* Leibeshöhle. *Kdr* fünf Zellen, aus denen die sog. Kittdrüsen hervorgehen. *G+P* Anlage der Ausführgänge, des Penis u. s. w. *bz* die Bursa bildenden Zellen. Sublimat, Boraxkarmin, Toluol, Balsam.

Fig. 9. Längsschnitt durch ein späteres Stadium. ♂. Figurenbezeichnung wie in Fig. 8. *W* Wandung der Rüsselscheide. *G* Gehirnganglion. *MS* die Muskelscheide bildende Zellen.

Fig. 10. Längsschnitt durch das vordere Körperende einer Larve. *a*, *b* verschiedene Schichten der Haut (Ectoderm) mit den Riesenkernen *R*. *RM* Rüsselmuskulatur. *Hs* Hals des späteren Tieres. *W* Wandung der Rüsselscheide. *iWz* Zellen derselben. *aWz* Zellen der äußeren Wand. *L* Ligament. Ret^1, Ret^2 Retinacula. *MR* Rückziehmuskelpaar der Rüsselscheide, zunächst aus je einer Zelle bestehend. *m*, durchquerte Muskelfibrillen des Leibeshöhlenepithels *LE*, Epithelmuskelzellen.

Fig. 11. Längsschnitt durch die Geschlechtsorgane und sich entwickelnde Bursa von derselben Larve. Zwischen den Hoden *H* Kerne, die teils zum Ligament gehören, teils die Ausführgänge der Hoden durch Teilung bilden. *Kdr* Kittdrüsen. *Lig* Ligament. *G* Geschlechtsganglien. *mz* Muskelscheidenzellen. *BT* Bursaltaschen.

Fig. 12. Zwei unipolare Ganglienzellen aus Stadium Fig. 10. F. oc. 3.

Fig. 13. Leibeshöhlenepithel, Flächenansicht. F. oc. 3.

Fig. 14. Schnitt durch eine junge Geschlechtsanlage. -

Fig. 15. Junge Zellballen aus dem Ligament, durch Zerfall der Ovarien entstanden. F. oc. 3.

Fig. 16. Eiballen mit Urkeimzellen von einem jungen Ech. proteus aus dem Darme eines Fisches (Trutta fario).

Fig. 17, 18. Die Eiballen stärker vergrößert. Zellen in Teilung. Von einem unbefruchteten jungen weiblichen Tier. F. oc. 3.

Fig. 19. Die beiden Muskelzellen, welche die erste Anlage der Rüsselscheidenretraktoren bilden. F. oc. 3.

Fig. 20. Längsschnitt durch die Körperwandung einer beinahe ausgewachsenen Larve. *h* Haut. *LE* Leibeshöhlenepithel aus Epithelmuskelzellen bestehend. *m* Längsmuskelzellen, *c* aus dem epithelialen Verband ausscheidende Zelle. D. oc. 3.

Fig. 21. Längsschnitt durch die Körperwandung einer ausgewachsenen Larve. *lm* Längsmuskelfasern. Die Zellen des Leibeshöhlenepithels auseinandergerückt. D. oc. 3.

Tafel VII.

Fig. 1. Längsschnitt durch das hintere Körperende einer Larve. ♀. Die Anlage der Glocke sowie des Uterus *Ut* und der Scheide. *Sph*^{1}, *Sph*^{2} innerer und äußerer Sphinkter der Scheide. *rk* Hautkern im amöboiden Stadium. F. oc. 1.

Fig. 2. Längsschnitt durch das Ende der Rüsselscheide *RSch* und das Ligament *Lig*. *Lz* Zellen in seiner Wandung. *EB* Eiballen durch Zerfall des Ovariums entstanden. F. oc. 1.

Fig. 3. Riesenkern aus der Haut einer Larve (Stad. Fig. 3, Taf. VI) nach Einwirkung von Sublimat, Karmin. F. oc. 3.

Fig. 4. Riesenkern frisch aus der Haut. F. oc. 3.

Fig. 5. Junger Riesenkern (Stad. zwischen Fig. 1 und 2, Taf. VI).

Fig. 6. Riesenkern im amöboiden Stadium. D. oc. 3.

Fig. 7. Riesenkern im amöboiden Stadium. Einzelne Stücke sind im Begriff, sich abzuschnüren. D. oc. 3.

Fig. 8. Längsschnitt durch die aus dem Entoderm hervorgegangenen Organe einer Larve ♀. *mz* Muskelzellen des Retractor proboscidis. *G* Anlage der Glocke und des Uterus. *sphz* Zellen der Sphinkter der Scheide. *drz* die zwei oberen Drüsenzellen der Scheide.

Fig. 9. Längsschnitt durch Rüssel und Scheide einer älteren Larve. *R* Rüssel. *iW* innere Wandung der Scheide. *aWz* äußere Wandungszellen. *G* Gehirnganglion. *Nla*^{1}, *Nla*^{2} vordere Seitennerven. *Rl*^{1}, *Rl*^{2} Retinacula. *Lig* Ligament mit Zelle. *z* Zellen in der Tiefe der Rüsselscheide. D. oc. 3.

Fig. 10. Tangentialer Längsschnitt durch den Rüssel mit den Hakenanlagen. *rz* Ringkanal.

Fig. 11. Längsschnitt durch das vordere Körperende einer Larve, bei der sich der Rüssel *R* auszustülpen beginnt. *G* Bildungsschicht der Hakenanlagen. R^1 innerer, entodermaler Teil des Rüssels. *h* Haut mit den Riesenkernen. Die Pfeile deuten die Richtung an, in der die Ausstülpung erfolgt. F. oc. 1.

Fig. 12. Hautkerne in Teilung begriffen, aus der Haut eines jungen Ech. proteus. D. oc. 3.

Fig. 13. Muskulatur aus der Körperwand eines jungen Tieres, von einem Längsschnitt durch dieselbe. *z* Muskelzelle mit Kern, *rm* die Muskelfibrillen. *lm* Längsmuskelzelle. F. oc. 3.

Fig. 14. Muskulatur von einem Längsschnitte durch die Körperwand eines geschlechtsreifen Tieres, um die Bänder zu zeigen, die die Ring- mit den Längsmuskelzellen verbinden. F. oc. 8.

Fig. 15. Längsmuskelzelle mit Kern, den Fibrillen aufliegend. Die einzelnen Muskelzellen sind untereinander durch Anastomosen verbunden. *a* die Zwischenräume zwischen den nicht verschmolzenen Fasern. Situspräparat. Sublimat, Glycerin.

Tafel VIII.

Fig. 1. Ansicht einer jungen Larve von Ech. polymorphus. Stadium mit den großen Riesenkernen in der Haut. Aus der Leibeshöhle von Gammarus pulex. A. oc. 1. Subl., Karmin.

Fig. 2. Längsschnitt durch dasselbe Stadium. Die Leibeshöhle mit Rüssel, Geschlechtsorganen und Ligament. A. oc. 1.

Fig. 3. Tangentialschnitt durch den sich entwickelnden Rüssel. Ech. polymorphus. D. oc. 3.

Fig. 4. Längsschnitt durch ein älteres Stadium. Die Larve ist mit ihrer Hülle *H* durchschnitten. *Ha* Hals, *R* Rüssel, *Lem* Lemnisken, *Rec* Receptaculum proboscidis. *G* Gehirnganglion. *Hod* Hoden. *Vd* Vas deferens. *Ep* Haut, Epithel, Ektoderm. *B* Bursa. A. oc. 1. Ech. polymorphus.

Fig. 5. Längsschnitt durch das vordere Körperende derselben Art. *Nla* vorderer Seitennerv. *MR* Retraktoren der Rüsselscheide. *K* Riesenkerne in der Haut. *LE* Leibeshöhlenepithel mit den von den Zellen außen abgeschiedenen, durchquerten, ringförmig verlaufenden Fibrillen. D. oc. 3.

Fig. 6. Teil des Längsschnittes der Figur 4 stärker vergrößert. *L* Ligament. *Kdr* Kittdrüsen. *Vd* Vas deferens. *MS* Muskelscheide um die Ausführgänge der Geschlechtsorgane und den sog. Markbeutel *ME*. *P* die Penisanlage. *G* Geschlechtsganglion. *BT* Bursaltasche. D. oc. 3. Ech. polym.

Fig. 7. Die Anlage der Kittdrüsen *Kdr*, je eine Zelle, *MS* die Muskelscheidenzellen. vd^1, vd^2 Anlage der Vasa deferentia, des Penis *P*, der Geschlechtsganglien und ihrer Kommissur *Cm* zeigend. Längsschnitt durch ein früheres Stadium wie Fig. 4. D. oc. 3. Ech. polym.

Fig. 8. Lemniscus, längs durchschnitten von der Larve. Stadium Fig. 4. F. oc. 3. Ech. polym.

Fig. 9. Körperwand des Halses längs durchschnitten, von einer ausgewachsenen Larve von Ech. polym. D. oc. 3.

Fig. 10. Schnitt durch eine Keimdrüse (Hoden). F. oc. 3. Ech. polym.

Fig. 11. Längsschnitt durch die Anlage des Vas deferens *vd* und zweier Kittdrüsen. F. oc. 3. Ech. polym.

Fig. 12. Flächenansicht des Leibeshöhlenepithels von Stadium Fig. 2. D. oc. 3. Ech. polym.

Fig. 13. Flächenansicht der Ringmuskulatur aus Stadium Fig. 5. D. oc. 3. Ech. polym.

Fig. 14. Schnitt durch eine Keimdrüse indiff. Stadium. D. oc. 3.

Fig. 15. Längsschnitt durch die Körperwand, Larvenstadium Fig. 1. *h* Haut mit Riesenkern. *LE* Leibeshöhlenepithel mit Muskelfibrillen. F. oc. 3. Ech. polym.

Fig. 16. Längsschnitt durch die Körperwand einer weiter entwickelten Larve Fig. 4. *h* Haut. *c* Cuticula. Aus den Riesenkernen haben sich die definitiven Hautkerne durch Zerfall gebildet. *LE* Leibeshöhlenepithel. Ech. polym.

Fig. 17. Längsschnitt durch die Körperwand einer ausgebildeten Larve. Das Lakunensystem ist entstanden. Bezeichnung wie in d. vorhergehend. Fig. D. oc. 3. Ech. polym.

Fig. 18. Hautkerne aus dem Larvenstadium Fig. 16. F. oc. 4. Ech. polym.

Fig. 19. Schnitt durch das Gehirnganglion einer Larve Fig. 4. *N. lat. ant.*^{1} und *N. lat. ant.*^{2} die beiden vorderen Seitennerven. *N. lat. post.*^{1} und *N. lat. post.*^{2} die beiden hinteren Seitennerven. *N. m.* der Mediannerv. D. oc. 3. Ech. polym.

Fig. 20. Zwei Leibeshöhlenzellen mit ihren Muskelfibrillen = Längsmuskelzellen der Körperwand von einem jungen Tiere. F. oc. 3. Ech. polym.

Fig. 21. Querschnitt durch Rüssel und Rüsselscheide einer Larve Stadium Fig. 2. *iW*, *aW* Innere, äußere Rüsselscheidenwandung. *Nm* Mediannerv. *lm* Längsmuskelfasern. *Nla*^{1}, *Nla*^{2} die beiden vorderen Seitennerven. *R* Rüssel. D. oc. 3. Ech. proteus.

Fig. 22. Querschnitt durch die Rüsselscheide in der Höhe des Gehirnganglions *aWz*, Bildungszellen der äußeren Wandung *aW*. F. oc. 1.

Fig. 23. Die äußere und innere Rüsselscheidenwand der Länge nach durchschnitten, von einer ausgewachsenen Larve. D. oc. 3. Ech. polym.

Fig. 24. Querschnitt durch die Rüsselscheide eines jungen Ech. proteus. D. oc. 3.

Fig. 25. Kerne aus den Lemnisken einer Larve. Stad. Fig. 8. F. oc. 3. Ech. polym.

Fig. 26. Längsschnitt durch einen Lemniscus einer ausgebildeten Larve von Ech. proteus. D. oc. 3.

Fig. 27. Schnitt durch dasselbe Organ eines jungen Tieres derselben Art. D. oc. 3. *M* Membran. *Gr* Grundsubstanz. *L* Lakunen.

Tafel IX.

Sämtliche Figuren beziehen sich auf Ech. haeruca.

Fig. 1. Längsschnitt durch das vordere Körperende. Der Rüssel ist zur Hälfte eingestülpt. Innerhalb der Rüsselscheide *iW*, *aW* liegt das Gehirnganglion *G*. *M* Retraktor des Rüssels. *RetN* Nerven im Retinaculum. R^{1+2} die beiden Retraktoren der Scheide. *Lm* Lemnisken. *m* äußere Hülle derselben mit den Muskelfasern. *nf* Nervenfasern in der Wandung der Lemnisken. *RL* Ringlakune. *ep* Körperepithel. *L* Lakunen der Haut. *lm* Längsmuskelfasern. *rm* Ringmuskelfasern der Körperwand. *c* Cuticula. Subl., Alaunkarm. A. oc. 3.

Fig. 2. Längsmuskelzelle der Körperwand. Flemming. Gem., Alkohol, Glycerin. D. oc. 1.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Körperwand. *c* Cuticula. Die verschiedenen Fasersysteme, Hautkerne, Lakunen, Ring- *rm* und Längsmuskelzellen *lm* zeigend. Subl., Alaunkarm. D. oc. 3.

Fig. 4. Querschnitt durch die Körperwand. Subl., Boraxkarm. D. oc. 3.

Fig. 5. Stück von einem Längsschnitt durch die Rüsselwand. *h* Haut, *c* Cuticula. Der Haken liegt in dem hakenbildenden Gewebe *g*. D. oc. 3.

Fig. 6. Stück einer Längsmuskelzelle, in der die Fetttropfen teilweise erhalten sind. Glycerin. D. oc. 1.

Fig. 7. Stück einer Muskelzelle aus der Rüsselscheide. Optischer Längsschnitt, um den Kern, das Netzwerk, äußere Fibrillenschicht und Sarkolemm zu zeigen.

Fig. 8. Längsmuskelzelle aus der Körperwand. Osmium-Glycerinpräp. Die Fetteinschlüsse schwärzlich gefärbt. *K* der Kern der Muskelzelle. D. oc. 1.

Fig. 9. Längsmuskelschicht aus der Körperwand. Flächenansicht, um die Verbindung der Muskelzellen untereinander zu zeigen. Chroms., Glycerin. B. oc. 2.

Fig. 10. Die eine der beiden großen Längsmuskelzellen aus der Körperwand. Vergl. Fig. 1. D. oc. 1.

Fig. 11. Querschnitt durch den Retraktor des Rüssels. D. oc. 2.

Fig. 12. In Osmium geschwärzte Fetttropfen aus einer Muskelzelle. Glycer. F. oc. 3.

Fig. 13. Kerne aus der Haut. Ranvier's Drittelalkohol, Glycerin. F. oc. 3.

Fig. 14. Kerne aus der Haut. Sublim., Karm., Balsam. F. oc. 3.

Tafel X.

Fig. 1. Querschnitt durch die Körperwand. *rm* Ring-, *lm* Längsmuskulatur. *Nf* durchquerte Nervenfasern. In der Haut die ebenfalls durchquerte Längslakune. Ech. haeruca. D. oc. 3.

Fig. 2. Querschnitt durch Körperwand, Lemnisken, Retinacula *N*, Retraktor der Rüsselscheide *R*. Ech. haeruca. ♂ A. oc. 1.

Fig. 3 u. Fig. 4. Querschnitte durch die beiden Retinacula. *mz* Muskelzellen, die die Nervenfasern (rot) umhüllen. ♂. F. oc. 3.

Fig. 5. Querschnitt durch den Körper in der Höhe der Rüsselscheide oberhalb des Gehirnganglions. *N* der durchquerte vordere Mediannerv. *L* Lemnisken. *RP* Retraktor des Rüssels. A. oc. 1. Ech. haeruca.

Fig. 6. Querschnitt durch die Körperwand, um die Insertion eines Retinaculums und seiner Nervenfasern zu zeigen. *N* Nervenfasern rot. D. oc. 3. Ech. haeruca.

Fig. 7. Querschnitt durch die Tiefe der Rüsselscheide. *gz* eine Ganglienzelle. *IW*, *AW* innere und äußere Wand der Scheide. *Az*, *Iz* die großen Zellen der äußeren und inneren Scheide. *N* Retinaculum, das eine im Begriff aus der Scheide auszutreten. D. oc. 3. Ebendaher.

Fig. 8. Kerne aus der Haut, Ektoderm, in Teilungszuständen. D. oc. 3. Ebendaher.

Fig. 9. Querschnitt durch einen Lemniscus. *lm* die der Wand außen aufliegenden Muskelzellen. *M* äußere Membran. *L* Lakunen. D. oc. 3.

Fig. 10. Schema eines Längsschnittes durch das Gehirnganglion, aus einer Anzahl Schnitten konstruiert. *Nm* vorderer Mediannerv. *Nla*^{1}, *Nla*^{2} vordere Seitennerven. *Nlp*^{1}, *Nlp*^{2} hintere Seitennerven. Ebendaher.

Fig. 11. Querschnitt durch das Gehirnganglion; außen die Ganglienzellen, innen die Nervenfasern. D. oc. 3. Ebendaher.

Fig. 12. Flächenansicht der Haut von Ech. haeruca, um den Verlauf der Hautlakunen zu zeigen. Glycerin. A. oc. 1.

Fig. 13. Ganglienzellen, isoliert, Flemming's Gem., Glycerin. F. oc. 1.

Fig. 14. Ganglienzelle vom Geschlechtsganglion. Subl., Hämatoxylin. F. oc. 3. Ech. haeruca.

Fig. 15. Ganglienzellen und Nervenfasern ebendaher. F. oc. 3. Ech. haeruca.

Fig. 16. Stück eines Querschnittes durch die Rüsselscheide. *aW*, *iW* äußere und innere Wand. Die durch rote Farbe gekennzeishneten Nervenfasern in ihren Verzweigungen zwischen den Muskelzellen des Retractor proboscidis *M.r.p.* D. oc. 2. Ech. haeruca.

Fig. 17. Querschnitt durch die Körperwand, um die Verzweigungen der Nervenfasern zwischen den Ring- und Längsmuskelzellen zu zeigen. D. oc. 2.

Fig. 18. Flächenansicht des Ligamentes von einem jungen Ech. proteus. *k* Kern in der Wandung des Ligamentes. *quf*, *lf* quer- und längsverlaufende Fasern in der Wand.

Fig. 19. Stück eines Querschnittes durch das Ligament eines ausgewachsenen Ech. proteus. Außen die Fasern durchquert, innen die nicht zu Fasern umgebildete Zellsubstanz. D. oc. 3.

Tafel XI.

Fig. 1. Querschnitt durch die Körperwand von Ech. acus. *rmz*, *lmz* Ring- und Längsmuskelzellen. D. oc. 3.

Fig. 2. Flächenansicht der Muskulatur der Körperwand, Osmiums. Ech. acus. D. oc. 3.

Fig. 3 u. 4. Längsschnitte durch das Rüsselende von Ech. proteus.

Fig. 5. Tangentialer Längsschnitt durch die Rüsselscheide von Ech. clavula. A. oc. 4.

Fig. 6. Querschnitt durch die Rüsselscheide von Ech. clavula. *aW*, *iW* äußere und innere Wand. *S* die Nähte. A. oc. 4.

Fig. 7. Längsschnitt durch den Lemniscus von Ech. clavula. A. oc. 3.

Fig. 8. Der Kern aus demselben, stärker vergrößert. Ebendaher.

Fig. 9. Längsschnitt durch die Rüsselscheide von Ech. proteus. A. oc. 4.

Fig. 10. Längsschnitt durch Rüssel und vorderes Körperende von Ech. clavula. *R* Rüssel. *Lem* Lemnisken. *M* Muskel derselben. *A* Anheftungtstelle desselben an die Körperwand. *Ret.N.* Retinaculum.

Fig. 11. Isolierte Längsmuskelzelle von Ech. acus. *mk* der Kern. *lmz* die Zelle. *lf* die Längsfibrillen. *S* Sarkolemm. D. oc. 3.

Fig. 12. Längsschnitt durch die Rüsselwand. *ep* Haut. *G* Bildungsschicht der Haken. *r* Ringmuskelschicht. *c* Cuticula. Ech. clavula. D. oc. 3.

Fig. 13. Ein Haken der letzten Reihe, mit kurzer Wurzel. Ebendaher. D. oc. 3.

Fig. 14. Querschnitt durch die Körperwand von Ech. clavula. Dieselb. Bezeichngn. wie Fig. 1. D. oc. 3.

Fig. 15. Längsschnitt ebendaher. Ech. clavula. D. oc. 3.

Fig. 16. Kerne aus der Haut von Ech. clavula in Teilungszuständen. D. oc. 3.

Fig. 17. Schnitt durch die Haut von Ech. clavula. F. oc. 4.

Tafel XII.

Fig. 1. Ausgebildete Larve des Ech. proteus aus der Leibeshöhle von Phoxinus laevis. *B* Bulla. *L* Lemnisken. *Ut* Uterus. *Sck* Scheide. *R* Rüssel.

Fig. 2. Dieselbe mit eingestülptem Rüssel von der Hülle *k* umschlossen.

Fig. 3. Längsschnitt durch dieselbe. *L* Lemnisken. *RSck* Rüsselscheide. *H* Hals. *R* Rüssel.

Fig. 4, 5. Haken des ersten Typus, Fig. 6, 7 des zweiten Typus, Fig. 8 des dritten Typus von einer Larve aus Phoxinus laevis. D. oc. 3.

Fig. 9, 10. Haken des ersten und zweiten Typus, Fig. 11 des dritten Typus von einer Larve aus Gammarus pulex.

Fig. 12—16. Haken des ersten, zweiten und dritten Typus von Ech. proteus, ausgewachs. Form. D. oc. 3.

Fig. 17. Rüssel und Hals von Ech. Linstowi n. sp.

Fig. 18, 19, 20, 21. Haken von Ech. Linstowi. D. oc. 3.

Fig. 22. Abgebrochener Chitinbelag eines Hakens ders. Art. D. oc. 3.

Fig. 23. Zwei Ech. proteus in der Darmwand eines Fisches (Hecht) befestigt. Lupenvergr.

Fig. 24, 25, 26. Haken verschiedener Typen von Ech. angustatus. D. oc. 3.

Fig. 27, 28, 29. Haken verschiedener Typen von Ech. polymorphus. D. oc. 3.

Fig. 30. Rüssel von Ech. Lutzii n. sp. aus Bufo agua. Brasilien.

Fig. 31, 32. Haken und Wurzel, ebendaher. D. oc. 3.

Fig. 33, 34. Zwei Gastrulastadien mit Haken *h*. Innerhalb der Eihäute die Fasern.

Fig. 35. Vier Blastomeren — Stadium mit 2 Richtungskörpern.

Fig. 36. Zwei Haken von den ausgebildeten Stadien. F. oc. 3.

Fig. 37. 37ª. Gehirnganglion und Zelle von Ech. Lutzii, frei präp. Osm., Drittelalkohol.

Fig. 38. Längsschnitt durch Rüssel und Bulla *B* von Ech. proteus. *KK* die Kalkplatten in der Hülle.

Fig. 39. Außenansicht von Rüssel *R* und Bulla *B*. *b* bindegewebige Hülle mit Kalkablagerungen. *H* Hals. Ech. proteus.

Fig. 40. Bindegewebsfibrillen mit Kalkkörper aus der den Rüssel und die Bulla umgebenden Hülle.

Tafel XIII.

Fig. 1. Optischer Längsschnitt durch ein männliches Tier von Ech. clavaeceps. *Lem* Lemnisken. *Lig* Ligament. R^1, R^2 Retinacula. *K* Hautkerne. *H* Hoden.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Körperwand. *c* Cuticula. *rm* Ringmuskulatur. *mz* Ringmuskelzelle. *lm* Längsmuskelzelle. *H* Haut. *K* Hautkern. D. oc. 3. Ech. clavaeceps.

Fig. 3. Rüssel, Ringlakune *RL* und Lemniske von Ech. clavaeceps. A. oc. 1.

Fig. 4. Querschnitt durch den vorderen Körperabschnitt. *ep* Haut. *D*, *V* dorsal, ventral. *Lem* Lemnisken. *rm*, *lm* Ring- und Längsmuskulatur. *RSch* Rüsselscheide. *Lm* sog. Lemniskenmantel. *LL* Längslakunen. Ech. clavaeceps. A. oc. 1.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Haut von Ech. Lutzii. A. oc. 4.

Fig. 6. Längsdurchschnittene Lemniske von Ech. clavaeceps.

Fig. 7—13. Entwicklungsstadien der Spermatozoen. Ech. haeruca. F. oc. 2.

Fig. 14. Längsschnitt durch die Bursaltaschenwand, um die Papillen zu zeigen. Ech. haeruca. A. oc. 1.

Fig. 15. Querschnitt durch Ring- und Längsmuskulatur aus der Körperwand von Ech. Lutzii. D. oc. 3.

Fig. 16. Querschnitt durch einen Lemniscus von Ech. clavaeceps. *mp* Außenhülle. *lm* Längsmnskelzellen, dieser aufliegend. *K* Kern. *L* Lakune. D. oc. 2.

Fig. 17. Längsschnitt durch den Rüssel von Ech. clavaeceps. *dr* Drüsenzellen (?). *S* Sack um dieselben. *MR* Retraktor des Rüssels. *R* Rüsselscheide.

Fig. 18. Kern durchquert aus einem Lemniskus von Ech. clavaeceps. *L*, *L*^{1} Lakune, ihn peripher umlagernd. D. oc. 4.

Fig. 19. Aus einem Schnitt durch eine sog. Kittdrüse von Ech. haeruca. D. oc. 3.

Fig. 20. Flächenansicht einer Bursa von Ech. haeruca. *v. eff.* Vasa efferentia. *Ag* Ausführgänge der Kittdrüsen, mit letzteren verschmelzend zum ductus ejaculatorius *dej*. *Nf* Nervenfasern. *P* Penis. *Bt* Bursaltasche. *mf*^{1}, *mf*^{2} Muskelfibrillen des Belagmuskels der Bursa. *ep* Haut. *ep*^{1} innere Hautauskleidung der Bursa.

Fig. 21. Längsschnitt durch Glocke *G*, Glockentasche *GT*, Eileiter *EL*, Uterus *Ut* und die Scheide. *sph*^{1}, *sph*^{2} innerer und äußerer Sphinkter. *dr* Drüsenzellen. *k* Kerne in der Wandung des Uterus. *oe* Scheidenöffnung. *ep* Haut. *m. Mstr.* Außenmuskel, von der Glockentasche bis zur Scheide verlaufend.

Fig. 22. Längsschnitt durch Hoden *H*, Vas deferens, Kittdrüsen *Kdr*. Ech. haeruca. Ihre Ausführgänge *Ag*$^{1-3}$, der Muskelbeutel *ME*, Vasa efferentia *veff*., Ganglion *G* und Bursa *B*. *ep* Haut. *L* Ligament. *MS* Muskelscheide. Ech. haeruca.

Fig. 23. Längsschnitt durch Muskelbeutel *ME*, Muskelscheide *MS* und Ausführgänge der Kittdrüsen *Ag*$^{1-3}$. Ech. haeruca.

Tafel XIV.

Fig. 1. Längsschnitt durch die Glocke von Ech. haeruca. *L* Ligament. *z*^{1}, *z*^{2} Zellen im Innern der Glocke *G*. *z*$^{5-6}$ Zellen des Glockengrundes. *Ok* Kern im Glockengrunde. *Gt* Glockentasche mit Zellen *z*$^{7-10}$.

Fig. 2. Längsschnitt durch dieselbe Glocke; folgender Schnitt. *GW* Wand der Glocke. *Ov* Ei. *UW* Uteruswandung.

Fig. 3—9. Querschnitte durch Glocke *GW* und Eileiter *EL*^{1}, *EL*^{2}, Uterus *UW*.

Fig. 10. Querschnitt durch einen Lemniscus von Ech. haeruca.

Fig. 11. Kerne ebendaher. Ech. haeruca.

Fig. 12. Längsschnitt durch die Scheide von Ech. haeruca. *UW* Uteruswand, *Dr* Drüsen der Scheide. *Sph*^{1}, *Sph*^{2} innerer und äußerer Sphinkter. *KW* Körperwand. *rm* Ringmuskelschicht.

Fig. 13. Der innere Sphinkter *Sph*^{1} mit seinen sich kreuzenden Fibrillen. Ebendaher.

Fig. 14. Ansicht einer ausgebildeten Larve von Ech. polymorphus. Längsschnitt. Lupenvergrösserung.

Plankton-Studien.

Von

Ernst Haeckel.

(Vorgetragen in der Sitzung der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena am 28. November 1890.)

I. Historische Erläuterungen.

Die gewaltigen Fortschritte, welche unsere Erkenntniss des organischen Lebens im letzten halben Jahrhundert gemacht hat, verdanken wir — nächst der Entwickelungs-Theorie — zu einem grossen Theile der Erforschung der sogenannten „pelagischen Thierwelt“. Diese wunderbaren Organismen, die an der Oberfläche des Meeres und in verschiedenen Tiefen desselben schwimmend leben, hatten schon lange durch den Reichthum an mannichfaltigen und sonderbaren Formen, wie durch die erstaunlichen Massen der schaarenweis angehäuften Individuen das Interesse der Seefahrer und Naturforscher erregt; in vielen älteren und neueren Reise-Beschreibungen werden sie erwähnt. Auch ist eine bedeutende Anzahl derselben, besonders von grösseren und auffallenden Formen, bereits im vorigen Jahrhundert und in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts beschrieben und abgebildet worden. Aber die genauere und umfassende Erforschung dieser „pelagischen Welt“ ist noch nicht fünfzig Jahre alt und begann erst in dem fünften Decennium unseres Jahrhunderts. Auch auf diesem, wie auf so vielen anderen Gebieten der Biologie, trat zuerst bahnbrechend der grosse Johannes Müller auf, gleich schöpferisch und erfolgreich in den beiden Gebieten der Morphologie und Physiologie.

Johannes Müller in Berlin war es, der zuerst planmässig und mit grösstem Erfolge die „pelagische Fischerei mittelst

des feinen Netzes“ übte. Als er im Herbst des Jahres 1845 auf Helgoland seine berühmten Untersuchungen über die Entwickelung der Echinodermen begann, verschaffte er sich die kleinen pelagischen Larven der Echinodermen und die mit ihnen gesellig lebenden Sagitten, Würmer-Larven und andere kleine pelagische Thiere anfänglich mühsam durch „mikroskopische Untersuchung des eingebrachten Seewassers“ (1). Aber bald trat an die Stelle dieser äusserst mühseligen und undankbaren Methode die ergebnissreiche Fischerei mittelst des „feinen pelagischen Netzes“. In der Abhandlung „Ueber den allgemeinen Plan in der Entwickelung der Echinodermen“ (1853, p. 2) vergleicht Müller die verschiedenen Methoden zu ihrer Beobachtung und empfiehlt vor Allem das „Fischen mit dem feinen Netz an der Oberfläche des Meeres“. Er sagt: „Dieser Methode habe ich mich seit so vielen Jahren mit dem besten Erfolge bedient; sie ist für die vorgerückteren Stadien der schwärmenden Larven, und die Zeit der Reife und Metamorphose durchaus unentbehrlich, und in keiner Weise zu ersetzen.“ Die Schüler, welche Johannes Müller 1845 und 1846, ebenso wie in mehreren folgenden Jahren, nach Helgoland und Triest begleiteten (Max Müller, Busch, Wilms, Wagener u. A.) wurden von ihm in diese Methode der „pelagischen Fischerei“ und der Untersuchung des dadurch gewonnenen „pelagischen Auftriebes“ eingeführt; bald wurde sie auch von anderen, an das Meer reisenden Zoologen mit günstigstem Erfolge geübt; von Krohn, Leuckart, Carl Vogt u. A., und besonders von den drei Würzburger Naturforschern, welche 1852 die reichen Schätze der Meerenge von Messina mit so glänzendem Erfolge ausbeuteten, von A. Kölliker, Heinrich Müller und C. Gegenbaur, nicht minder von Th. Huxley.

Erst um diese Zeit, also im Beginn der zweiten Hälfte unseres Jahrhunderts, wurde der erstaunliche Reichthum an interessanten und lehrreichen Lebensformen näher bekannt, welchen die Oberfläche des Meeres dem Naturforscher bietet; und es begann jene lange Reihe von wichtigen Entdeckungen, welche in den letzten vierzig Jahren so viele Bände unserer mächtig anwachsenden zoologischen Litteratur füllen. Es war damit ein neues und unerschöpflich reiches Gebiet der zootomischen und mikroskopischen Forschung geöffnet, und es ist allgemein bekannt, in wie überraschender Weise dadurch die verschiedensten Theile unseres grossen Gebietes, Anatomie und Physiologie, Organologie und Histologie, Ontogenie und Systematik gefördert wurden. Die Er-

forschung der niederen Seethiere ist seitdem als ein weites Arbeitsfeld anerkannt, dessen Ausbeutung für alle jene Wissenschafts-Zweige die grösste Bedeutung besitzt, und dem wir nicht bloss zahllose specielle, sondern auch die wichtigsten allgemeinen Aufschlüsse verdanken.

Die allgemeine Anschauung der Zoologen über die Verbreitung dieser reichen pelagischen Thierwelt gestaltete sich in Folge jener Entdeckungen dahin, dass eine besondere, aus vielen characteristischen Formen zusammengesetzte „pelagische Fauna“ existirt, wesentlich verschieden von der littoralen Fauna. Diese pelagische Fauna sollte sich aus schwimmenden (theils passiv treibenden, theils activ schwimmenden) Thieren zusammensetzen, welche sich stets an der Meeres-Oberfläche aufhalten und dieselbe entweder niemals verlassen, oder nur zeitweise in geringe Tiefen hinabgehen. Als solche echte „pelagische Thiere“ wurden betrachtet die Radiolarien, Peridinien, Noctiluken, Medusen, Siphonophoren, Ctenophoren, Sagitten, Pteropoden, Heteropoden, ein grosser Theil der Crustaceen, die Larven der Echinodermen, vieler Würmer u. s. w.

Wesentliche Veränderungen erfuhr diese allgemein herrschende Auffassung der „pelagischen Fauna“ erst durch die überraschenden Entdeckungen der epochemachenden Challenger-Expedition (1873—1876). Die beiden Führer derselben, Sir Wyville Thomson und Dr. John Murray, beschränkten sich nicht auf ihre Haupt-Aufgabe, die allseitige physikalische und biologische Erforschung der Ocean-Tiefen, sondern untersuchten mit gleicher Sorgfalt und Ausdauer auch die Verhältnisse des organischen Lebens an der Oberfläche und in den verschiedenen Tiefen-Zonen des Oceans. Als das bedeutendste allgemeine Resultat stellte Murray schon in seinem „Preliminary Report“ (1876) den gewichtigen Satz auf: „Ueberall haben wir ein reiches organisches Leben an der Oberfläche des Oceans und unterhalb derselben angetroffen. Wenn lebende Wesen an der Oberfläche spärlich sind, wird das Taunetz gewöhnlich zahlreiche Formen unterhalb derselben liefern, in einer Tiefe bis zu 1000 Faden und mehr. Wir haben nirgends eine wirklich unfruchtbare, von organischem Leben entblösste Region angetroffen“ (5, p. 536). Sodann wurde 1875, auf der Fahrt durch den Nord-Pacifischen Ocean (von Japan nach den Sandwich-Inseln), die äusserst wichtige Thatsache festgestellt, dass die pelagischen Organismen in den verschiedenen Tiefen-Zonen des Oceans verschiedenen Arten angehören. Während dieser Fahrt wurden feine pelagische Netze (oder Taunetze) „bei vielen

Gelegenheiten bis zu 500, 1000 und 2000 Faden Tiefe hinabgelassen und dabei viele schwimmende Organismen entdeckt, welche bisher niemals, weder an der Oberfläche des Oceans, noch in geringen Tiefen (bis zu 100 Faden unterhalb derselben) gefangen worden waren" (6, p. 758). Die characteristischen Formen dieser verschiedenen Tiefen-Zonen gehören grossentheils zur Classe der Radiolarien, namentlich zur Ordnung der Phaeodarien.

Durch die Untersuchung der Challenger-Radiolarien, welche ein volles Decennium hindurch den grössten Theil meiner Zeit und Arbeitskraft in Anspruch nahm, wurde ich selbst dazu geführt, diese Verbreitungs-Verhältnisse genauer zu untersuchen. Ich gelangte dabei zur Ueberzeugung, dass die von MURRAY entdeckten Unterschiede der pelagischen Fauna in den verschiedenen Tiefen-Zonen des Oceans noch bedeutender sind, als der verdienstvolle Challenger-Forscher annahm, und dass sie nicht bloss für die Radiolarien, sondern auch für andere Gruppen von schwimmenden oceanischen Organismen die grösste Bedeutung besitzen. Ich unterschied darauthin schon 1881 (in meinem „Entwurf eines Systems der Challenger Radiolarien", p. 422) „drei Gruppen: A) pelagische, an der Oberfläche des ruhigen Meeres schwebende; B) zonarische, in bestimmten Zonen der Meerestiefen (bis über 20000 Fuss hinab) schwebende, und C) profunde (oder abyssale), unmittelbar über dem Boden des tiefen Meeres schwebende Thiere. Im Allgemeinen entsprechen (bis zu 27000 Fuss hinab) den verschiedenen Zonen verschiedene Form-Charactere."

In meiner „Allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien" (4, p. 129) habe ich diese Unterscheidung näher begründet und meine Ueberzeugung ausgesprochen, „dass es künftig gelingen wird, mit Hülfe geeigneter bathygraphischer Zonen-Netze selbst in den grossen über einander liegenden Zonen der Tiefsee mehrere verschiedene Faunen-Gürtel nachzuweisen".

Die Existenz dieser von MURRAY entdeckten „intermediären pelagischen Fauna", welche die verschiedenen Tiefen-Gürtel des Oceans zwischen der Oberfläche und dem Tiefsee-Boden bewohnt, und welche ich daher kurzweg als „zonarische Fauna" bezeichnete, wurde bald darauf entschieden in Abrede gestellt von ALEXANDER AGASSIZ. Er stellte auf Grund von „exacten Experimenten", welche 1878 während der „Blake"-Expedition ausgeführt wurden, den Satz auf, dass der grösste Theil des Oceans gar kein organisches Leben enthalte, und dass die pelagischen Thiere nicht tiefer als 100 Faden hinabgehen. „Die Experimente scheinen

endgültig zu beweisen, dass die Oberflächen-Fauna der See thatsächlich auf eine verhältnissmässig dünne Schicht beschränkt ist, und dass kein intermediärer Gürtel thierischen Lebens, so zu sagen, zwischen der Fauna des Meeresbodens und der Oberfläche existirt." (15, p. 46, 48.)

Obgleich diese negativen Ergebnisse der sogenannten „exacten Experimente" von AGASSIZ schon durch die vorhergehenden positiven Resultate der Challenger-Forscher von vornherein widerlegt waren, konnte doch der Erstere gegen die Letzteren mit einigem Scheine des Rechtes den Einwand erheben, dass die von ihnen verwendeten „Taunetze" keinen sicheren Schluss gestatteten [1]). Dieser Einwand konnte nur dadurch endgültig widerlegt werden, dass man ein neues Taunetz construirte, welches, geschlossen in eine bestimmte Tiefe hinabgelassen, erst dort sich öffnete und ebendaselbst wieder geschlossen werden konnte. Das Verdienst der Erfindung eines solchen „Schliessnetzes", und zu-

1) Die vom Challenger verwendeten Taunetze („Tow-Nets") waren die gewöhnlichen MÜLLER'schen Netze (oder die „feinen pelagischen Netze" von JOHANNES MÜLLER); kegelförmige Säcke aus Müller-Gaze oder feinem Seiden-Mull, deren Oeffnung an einem kreisrunden Metall-Ring befestigt ist. Dieser Ring ist bei der gewöhnlichen pelagischen Fischerei an einem Stocke von 2—3 Meter Länge befestigt (ähnlich einem gewöhnlichen Schmetterlings-Netz). Die Oeffnung des Netzes wird, während die Barke sich langsam fortbewegt, so an die Oberfläche gehalten, dass die daselbst schwimmenden Seethiere in den Sack hineingerathen; sie bleiben im Grunde desselben hängen, während das Wasser durch die engen Maschen des Netzes hindurchtritt; indem man dann nach einiger Zeit das Netz vorsichtig umstülpt, wird der darin enthaltene Fang, oder der „pelagische Auftrieb" in ein mit Seewasser gefülltes Glasgefäss entleert. Will man unterhalb der Oberfläche fischen, so befestigt man den Netzring mittelst dreier, gleichweit von einander entfernter Stricke, die in einem Punkt (etwa 1 Meter von der Netzöffnung entfernt) zusammentreffen, in diesem Punkte an einem längeren Tau, welches man in bestimmten Abständen (den gewünschten Tiefen entsprechend) mit Gewichten beschwert. Indem MURRAY solchergestalt Taunetze an den Tiefsee-Lothleinen oder an den langen Leinen der Tiefsee-Dredschen befestigte, erhielt er zuerst die Bewohner der „intermediären Ocean-Zonen". Er konnte aber dabei nicht dem Einwand entgehen, dass der Inhalt dieser beständig offen bleibenden Taunetze aus sehr verschiedenen Tiefen, oder auch nur von der Oberfläche stammen könne. Denn beim Heraufziehen des offenen Taunetzes konnten möglicherweise Thiere aus den verschiedensten Tiefen-Zonen zufällig in dasselbe hineingelangen.

gleich seiner erfolgreichen Anwendung, gebührt zwei ausgezeichneten italiänischen Schiffs-Officieren. G. PALUMBO, der Commandant der Kgl. italischen Kriegs-Corvette Vettor Pisani, construirte zuerst ein solches „pelagisches Schliessnetz" oder „bathygraphisches Zonen-Netz"; und Schiffs-Lieutenant GAETANO CHIERCHIA, der während der dreijährigen Erdumsegelung des „Vettor Pisani" eine sehr werthvolle Sammlung von pelagischen Thieren schuf, wendete sofort das neue Schliessnetz mit glänzendem Erfolge, und bis zu einer Tiefe von 4000 Metern an (8, p. 83). Der erste Versuch, den CHIERCHIA mit diesem „Tiefsee-Schliessnetz" anstellte, wurde am 5. Juni 1884 im Ost-Pacifischen Ocean ausgeführt, fast unter dem Aequator, 15° westlich von den Galopagos-Inseln. 14 Tage später, am 19. Juni, mitten zwischen den Galopagos- und Sandwich-Inseln, wurde das Schliessnetz bis zu 4000 Metern hinabgelassen. Bei diesen und vielen anderen Versuchen wurde von den italischen Schiffs-Officieren ein erstaunlicher Reichthum von neuen und interessanten Zonar-Thieren erbeutet, deren Beschreibung noch lange die Zoologen beschäftigen wird. Die Sammlungen, welche vom „Vettor Pisani" nach Neapel zurückgebracht wurden, gehören nächst denjenigen des „Challenger" zu den wichtigsten Materialien unseres Forschungs-Gebietes.

Einige Mängel, welche an dem PALUMBO'schen Schliessnetze noch bestanden, wurden bald darauf beseitigt durch Verbesserungen, welche wir dem Ingenieur PETERSEN in Neapel und Professor CARL CHUN in Breslau verdanken. Der Letztere stellte alsbald (1886) im Golfe von Neapel Versuche mit dem verbesserten Schliessnetze an, welche „einen geradezu staunenswerthen Reichthum von pelagischen Thieren in grösseren Tiefen kennen lehren und endgültig die Auffassung widerlegen, dass azoische Wasserschichten zwischen Oberfläche und Meeresgrund existiren" (15, p. 2). CHUN fasst die allgemeinen Resultate seiner wichtigen bathypelagischen Untersuchungen in folgenden vier Sätzen zusammen:

„1) Die untersuchten Theile des Mittelmeeres zeigen sowohl an der Oberfläche wie in allen Tiefen bis zu 1400 Meter ein reiches pelagisches Thierleben.

2) Pelagische Thiere, welche während des Winters und Frühjahrs an der Oberfläche erscheinen, suchen mit Beginn des Sommers die Tiefe auf.

3) In grösseren Tiefen kommen pelagische Thiere vor, die

bisher an der Oberfläche selten oder noch gar nicht beobachtet wurden.

4) Eine Anzahl pelagischer Thiere verbleibt auch während des Sommers an der Oberfläche und steigt nie in die Tiefe" (15, p. 44).

In den daran angeknüpften Bemerkungen, welche CHUN über die verticale Verbreitung der pelagischen Fauna und den erstaunlichen Plankton-Reichthum der Tiefen des Meeres (in 1000—2000 Meter) macht, wirft er mit Recht die Frage auf: „Wer weiss, ob nicht im Laufe der Zeit unsere Anschauungen einem völligen Umschwung entgegen gehen, und ob nicht gerade die Tiefe als der eigentliche Mutterboden pelagischen Thierlebens sich herausstellt, von dem zeitweilig Schwärme sowohl an die Oberfläche wie auf den Meeresgrund entsendet werden! Nur wenige Formen sind es ja, die so vollständig den wechselnden Existenzbedingungen an der Oberfläche sich anpassten, dass sie nicht mehr die tieferen Schichten aufsuchen" (15, p. 49). In Folge seiner Beobachtungen über das periodische Auf- und Absteigen pelagischer Thiere kann sich CHUN „des Eindrucks nicht erwehren, dass bei der Massenhaftigkeit des Thierlebens in der Tiefe die Oberflächen-Fauna gewissermaassen nur eine Avantgarde des Gros repräsentirt, die bald verstärkt, bald verringert, gelegentlich völlig in geschützte Regionen sich zurückzieht. — Die Thatsachen sprechen deutlich dafür, dass vor Allem der Wechsel der Temperatur die periodischen Wanderungen pelagischer Thiere in verticaler Richtung bedingt. Nur wenige pelagische Thiergruppen vermögen die hohe Temperatur des Oberflächenwassers während des Sommers zu ertragen; die meisten entziehen sich der Einwirkung derselben durch das Niedersinken, und endlich existiren ganze Gruppen, welche ihr Leben in den kühlen tiefen Regionen verbringen, ohne je an die Oberfläche aufzusteigen" (15, p. 54).

Die allgemeinen Anschauungen, welche CHUN durch diese bathypelagischen Untersuchungen im Mittelmeere gewonnen hatte, konnte er für den Atlantischen Ocean bestätigen auf einer Reise, welche er im Winter 1887/88 nach den Canarischen Inseln unternahm (16, p. 31). Er machte dabei die Beobachtung, dass die periodischen Wanderungen der pelagischen Thiere in verticaler Richtung auch durch die Meeres-Strömungen (sowohl an der Oberfläche als in der Tiefe) in hohem Maasse beeinflusst werden, und dass dabei unter Anderem auch der Eintritt des Vollmondes eine bedeutende Wirkung ausübt (16, p. 32). Die speciellen Beobachtungen von CHUN im Meere von Orotava über die relative Armuth

des canarischen Plankton im November und December und das plötzliche Auftauchen grosser Massen und vieler Arten von pelagischen Thieren im Januar und Februar stimmen ganz mit den Wahrnehmungen überein, welche ich selbst 20 Jahre früher auf der canarischen Insel Lanzarote gemacht hatte. Auch in Bezug auf die allgemeinen Anschauungen über die Chorologie des Plankton stimme ich CHUN vollkommen bei und halte seine Untersuchungen über die pelagische Thierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächen-Fauna für die wichtigste Bereicherung, welche die Planktologie nach den bahnbrechenden Entdeckungen des „Challenger" und des „Vettor Pisani" erhalten hat.

Ganz neue Gesichtspunkte und Methoden sind in die pelagische Biologie seit drei Jahren durch Dr. VICTOR HENSEN, Professor der Physiologie in Kiel eingeführt worden (9 und 22). Derselbe hatte seit einer Reihe von Jahren die Lebensverhältnisse der Fauna und Flora der Kieler Bucht eingehend studirt und war als Mitglied der „Commission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere" (in Kiel) namentlich bemüht, die Stärke und Ausdehnung der dortigen Fischerei festzustellen, und „durch Zählung der treibenden Fischeier eine Vorstellung über die Menge der, auf dem entsprechenden Gebiete befindlichen Fische, ein annäherndes Urtheil zu gewinnen" (9, p. 2). Diese Untersuchungen führten ihn zu der „Ueberzeugung, dass es nothwendig und möglich sei, der Urnahrung der Meeresthiere näher zu treten, und diese quantitativ zu bestimmen". Zur Lösung dieser Aufgabe erfand HENSEN eine neue mathematische Methodik (p. 2, 33), construirte ein neues pelagisches Netz (p. 3) und unternahm im Juli 1884, in Gesellschaft von drei anderen Kieler Naturforschern, eine neuntägige Excursion in die Nordsee und den Atlantischen Ocean, welche bis zu den Hebriden und zur Golfstrom-Drift (57° 42′ N. Br.) ausgedehnt wurde (p. 30).

Die Resultate dieser Untersuchungen hat HENSEN 1887 in einer umfangreichen, mit vielen langen Zahlen-Tabellen ausgestatteten Arbeit publicirt: „Ueber die Bestimmung des Planktons, oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren" (9). Die Bezeichnung „Plankton" setzte er an die Stelle des bisher gebräuchlichen Wortes „Auftrieb", „weil dieser Name nicht genügend umfassend und bequem ist" (9, p. 1). Allerdings ist deutsche Bezeichnung „Auftrieb" oder „pelagischer Mulder", welche JOHANNES MÜLLER vor vierzig Jahren einführte, allgemein gebräuchlich geworden, und auch in englischen, fran-

zösischen und italiänischen Werken neuerdings vielfach angewendet. Indessen stimme ich Hensen darin bei, dass bei diesen, wie bei anderen wissenschaftlichen Begriffen, ein griechischer, leichter Flexion fähiger Terminus technicus vorzuziehen ist. Ich behalte also im Folgenden den Ausdruck Plankton statt „Auftrieb“ bei und bilde daraus das Adjectivum planktonisch. Die ganze Wissenschaft, welche dieses wichtige Gebiet der Biologie behandelt, lässt sich füglich als Planktologie bezeichnen.

Als die Hauptaufgabe der Planktologie, vom physiologischen Gesichtspunkte aus, betrachtet Hensen die mathematische Bestimmung des Plankton, durch welche er die wichtige, bisher sehr wenig untersuchte Frage vom „Stoffwechsel des Meeres“ zu lösen hofft. Um deren Lösung näher zu treten und zugleich seine neue Methodik in grösserem Maassstabe zu erproben, veranstaltete Hensen im Sommer 1889 eine grössere Expedition in den Atlantischen Ocean, welche in ausserordentlicher Weise durch die deutsche Reichsregierung und durch die Berliner Akademie der Wissenschaften unterstützt wurde. Der deutsche Kaiser spendete 70000 Mark; die Berliner Akademie gab aus den Ersparnissen der Humboldt-Stiftung 24600 Mk., und durch weitere Beiträge wurde die gesammte, der Expedition zur Verfügung gestellte Summe auf 105600 Mk. erhöht; — eine Summe, wie sie bisher in Deutschland noch niemals für eine biologische Expedition flüssig gemacht worden war. Der neue Kieler Schraubendampfer „National“ wurde für drei Monate gechartert und „mit allen wünschenswerthen Einrichtungen für Planktonfang, Tiefsee-Fischerei und Lothung“ ausgestattet. Ausser dem Leiter der Expedition, Professor Hensen, nahmen noch fünf Naturforscher an derselben Theil, die Zoologen Brandt und Dahl, der Botaniker Schütt, der Bacteriologe Fischer, der Geograph Krümmel; ferner der Marine-Maler Richard Eschke. Die Fahrt des „National“, unter Commando des Capitain Heeckt, dauerte (den Landaufenthalt abgerechnet) 93 Tage (vom 7. Juli bis 15. November), ging zunächst westwärts durch den Nord-Atlantischen Ocean (Golfstrom, Sargassomeer), dann südwärts (Bermudas, Cap Verden, Ascension), hierauf nach Brasilien, und ostwärts zurück über die Azoren. Während dieser Fahrt wurden 400 Fänge gemacht (140 Züge mit dem Plankton-Netze, 260 Fänge mit anderen Netzen).

Unsere deutsche Marine hat bekanntlich für naturwissenschaftliche, und besonders für biologische Untersuchungen bisher sehr wenig geleistet; viel weniger als die Marinen von England,

Frankreich, Italien, Oesterreich und den Vereinigten Staaten von Nord-Amerika. Die hervorragenden Verdienste, welche sich viele ausgezeichnete deutsche Zoologen seit einem halben Jahrhundert um die Förderung der marinen Biologie erworben haben, sind meistens ohne alle staatliche Unterstützung gewonnen worden; die deutschen Regierungen haben bisher gerade für diesen Zweig der Naturwissenschaft sehr wenig Mittel übrig gehabt. Um so grösser war im vorigen Jahre allgemein die Befriedigung, als durch die liberale Ausstattung der Kieler Plankton-Expedition der erste Schritt gethan wurde, in grösserem Maassstabe und mit reicheren Hülfsmitteln die Biologie des Oceans zu fördern, und den Erfolgen, welche der englische „Challenger", der italiänische „Vettor Pisani" auf diesem Gebiete neuerdings errungen hatten, nachzueifern.

Ueber die Ergebnisse der Kieler Plankton-Expedition liegen nunmehr Berichte vor von Victor Hensen (22), Karl Brandt (23), E. du Bois-Reymond (21) und Krümmel. Der wesentliche Inhalt dieser Berichte ist im Laufe dieses Jahres vielfach in den deutschen Zeitungen wiedergegeben und besprochen worden, allgemein in dem Sinne, dass das vorgesetzte Ziel erreicht und die wichtigsten Fragen der Plankton-Forschung glücklich gelöst worden seien. Ich muss sehr bedauern, diesem allgemein günstigen Urtheile nicht beistimmen zu können. Erstens mache ich zunächst darauf aufmerksam, dass die wichtigsten allgemeinen Resultate, welche die Kieler Expedition über die Zusammensetzung und Verbreitung des Plankton im Ocean erlangt hat, zu allen bisherigen Erfahrungen in schneidendem Widerspruch stehen — entweder diese oder jene sind falsch. Zweitens scheint es mir, dass Hensen auf Grund von höchst ungenügenden Erfahrungen eine Anzahl von weitreichenden irrthümlichen Schlüssen unvorsichtig gezogen hat. Drittens endlich bin ich überzeugt, dass die ganze von Hensen angewendete Methode zur Bestimmung des Plankton völlig nutzlos ist, und dass die daraus gezogenen allgemeinen Schlüsse nicht allein falsch sind, sondern auch ein ganz unrichtiges Licht auf die wichtigsten Probleme der pelagischen Biologie werfen. Bevor ich dieses abfällige Urtheil begründe, sei es mir gestattet, über meinen eigenen Plankton-Studien und deren Ergebnisse zu berichten.

II. Eigene Plankton-Studien.

Meine eigenen Untersuchungen über die Organismen des Plankton wurden vor 36 Jahren begonnen, als ich in der Nordsee den wunderbaren Reichthum der marinen Fauna und Flora zuerst aus eigener Anschauung kennen lernte. Einer gütigen Aufforderung meines unvergesslichen Lehrers JOHANNES MÜLLER folgend, begleitete ich denselben im Herbst 1854 auf einer Ferienreise nach Helgoland, und wurde von ihm persönlich in die Methode der Plankton-Fischerei und die Untersuchung der pelagischen Fauna eingeführt. Niemals werde ich das Erstaunen vergessen, mit dem ich zum ersten Male das Gewimmel der pelagischen Glasthiere bewunderte, die MÜLLER durch Umstülpen seines „feinen Netzes" in ein Glasgefäss mit Seewasser entleerte; dieses bunte Durcheinander von zierlichen Medusen und schillernden Ctenophoren, von pfeilschnellen Sagitten und schlangenartigen Tomopteris, diese Massen von Copepoden und Schizopoden, von pelagischen Larven der Würmer und Echinodermen. Da ich während des August und September meinen hochverehrten Meister täglich auf seinen Bootsfahrten begleiten durfte, und über alle Verhältnisse des reichen Plankton-Fanges von ihm sofort die sachkundigste Belehrung empfing, gelang es mir verhältnissmässig rasch, in die Geheimnisse dieser wunderbaren neuen Welt einzudringen. Ich muss hier der mächtigen, von dem Begründer der Plankton-Forschung gewährten Anregung und Unterweisung um so dankbarer gedenken, als sie für mein ganzes späteres Leben dauernde Einwirkung ausgeübt und mir das nachhaltigste Interesse für diesen Zweig der Biologie eingeflösst hat [1]).

Zwei Jahre später (im August und September 1856) folgte ich von Würzburg aus einer freundlichen Aufforderung meines verehrten Lehrers A. KÖLLIKER ihn nach Nizza zu begleiten, und lernte unter seiner trefflichen Leitung die zoologischen Schätze des Mittelmeeres kennen. Im Vereine mit HEINRICH MÜLLER und

1) Als ich damals in Helgoland, als zwanzigjähriger Student, zum ersten Male die Wunder des Plankton mit dem Mikroskope untersuchte, und JOHANNES MÜLLER sich über die Sorgfalt und Geduld freute, mit der sein eifriger Schüler die reizenden Formen der Medusen und Ctenophoren zu zeichnen versuchte, sprach er die mir unvergesslichen Worte: „Da können Sie noch Viel thun; und wenn Sie erst recht in diese pelagische Zauberwelt hineinkommen, werden Sie bald sehen, dass man nicht wieder davon los kommen kann."

K. KUPFFER untersuchten wir insbesondere die reiche pelagische Thierwelt, welche die schöne Bucht von Villafranca bevölkert. Da begegnete ich zum ersten Male jenen wunderbaren Gestalten der pelagischen Fauna, welche den Classen der Siphonophoren, Pteropoden und Heteropoden angehören; auch sah ich dort zum ersten Male lebende Polycyttarien, Acanthometren und Polycystinen, jene phantastischen Gestalten der Radiolarien, deren Studium mich später so viele Jahre in Anspruch nahm. JOHANNES MÜLLER, der gleichzeitig in Nizza war, und gerade damals seine specielle Untersuchung dieser letzteren begonnen hatte, machte mich auf die vielen und wichtigen Fragen aufmerksam, welche die Naturgeschichte dieser räthselhaften mikroskopischen Organismen noch darbietet.

Diese Anregungen, deren ich hier dankbarst gedenke, wirkten nach, als ich einige Jahre später nach Italien ging und ein volles Jahr hindurch die pelagische Fischerei an der Mittelmeer-Küste fortsetzte. Während des Sommers 1859, in Neapel und auf Capri, war ich bestrebt, möglichst vielseitig die marine Fauna kennen zu lernen; im folgenden Winter, in Messina, concentrirte ich bald mein ganzes Interesse auf die Erforschung der Radiolarien, und gewann so das Material, welches meiner Monographie dieser Classe (1862) zu Grunde lag. Nebenbei jedoch wurde ich, durch die täglich im Hafen von Messina unternommenen Bootsfahrten, mit der ganzen Formenfülle der pelagischen Fauna bekannt, die an dieser classischen Stätte der Plankton-Forschung, in Folge des Zusammentreffens ungewöhnlich günstiger Verhältnisse, weit reicher ist und der Untersuchung weit günstigere Verhältnisse darbietet, als an allen anderen Punkten des Mittelmeeres (3, p. V, 25, 166, 170).

Seit jener Zeit, ein volles Menschenalter hindurch, ist das Studium des Plankton eine meiner liebsten Beschäftigungen geblieben, und ich habe ungern ein Jahr vergehen lassen, ohne die Meeresküste aufzusuchen und mit dem pelagischen Netze mir neues Arbeits-Material zu verschaffen. Besondere Veranlassung dazu boten mir immer wieder einerseits die Radiolarien, anderseits die Medusen und Siphonophoren, auf welche ich 1864 in Nizza schon mein besonderes Augenmerk gerichtet hatte; die Ergebnisse dieser Studien sind in meinen Monographien dieser beiden Classen (1879—1888) niedergelegt. Im Laufe dieser drei Decennien habe ich nach und nach sämmtliche Küsten des Mittelmeeres und ihre Fauna kennen gelernt. Ein Verzeichniss der zahlreichen von mir besuchten Orte habe ich bereits 1879 im Vorwort zu meinem „System der

Medusen“ (p. XVI) gegeben. Ausserhalb des Mittelmeeres habe ich meine Plankton-Studien fortgesetzt an der Westküste von Norwegen (1869), an der atlantischen Küste von Frankreich (1878), an den britischen Küsten (1876 und 1879), auf den canarischen Inseln (1866/67), im Rothen Meere (1873), und im Indischen Ocean (1881/82).

Die weitaus reichste pelagische Ausbeute und den tiefsten Einblick in die Biologie des Plankton gewährte mir unter allen diesen Reisen der dreimonatliche Aufenthalt in Puerto del Arrecife, der Hafenstadt der canarischen Insel Lanzarote (im December 1866, Januar und Februar 1867). Die pelagische Fauna ist in diesem Theile des Atlantischen Oceans so reich an Gattungen und Arten, die Masse des Plankton erscheint in den wunderbaren „Thierstrassen“ oder „Zain“-Correnten (18, p. 309) hier täglich in so fabelhafter Menge, und die örtlichen Gelegenheiten ihrer Erforschung sind so günstig, dass mir Lanzarote eine grössere Ausbeute an Plankton geliefert hat, als alle anderen von mir besuchten Punkte (nur vielleicht das reiche Messina ausgenommen). Täglich verschaffte das pelagische Netz mir und meinen Begleitern (Prof. Richard Greeff, und meinen beiden Schülern, N. Miklucho-Maclay und H. Fol) solche Massen von werthvollem „Auftrieb“, dass wir nur den geringsten Theil desselben verarbeiten konnten. Ich hatte damals mein Hauptinteresse auf die Medusen und Siphonophoren concentrirt, und ein grosser Theil des neuen Materials, das in meinen Monographien dieser beiden Classen verarbeitet ist, wurde in Lanzarote gesammelt; die Beobachtungen „Zur Entwickelungsgeschichte der Siphonophoren“ (1869) wurden ausschliesslich dort angestellt.

Die Excursion nach den Korallenbänken des Rothen Meeres (1873), welche in meinen „Arabischen Korallen“ erzählt ist, und die Reise nach Ceylon, über welche ich in meinen „Indischen Reisebriefen“ (1882) berichtet habe, wurden für mich desshalb äusserst werthvoll, weil ich dadurch einen Einblick in die Wunder-Welt der indischen Fauna und Flora gewann. Sowohl auf der Hinreise von Suez nach Bombay (im November 1881), als auf der Rückreise von Colombo nach Aden (im März 1882) konnte ich interessante Beobachtungen über die pelagische Fauna des Indischen Oceans anstellen; ganz besonders aber während eines sechswöchentlichen Aufenthaltes in Belligemma, und auf den pelagischen Excursionen, die ich von dort aus unternahm. Ich gewann dadurch ein lebendiges Bild von der oceanischen und neritischen

Fauna des indo-pacifischen Gebietes, welche sich in so vielen Beziehungen von derjenigen des atlantisch-mediterranen Gebietes unterscheidet. Die speciellen Ergebnisse meiner dort gewonnenen Erfahrungen sind grösstentheils mit freundlicher Zustimmung von Dr. JOHN MURRAY in meinen „Report on the Radiolaria (1887) and on the Siphonophorae (1888)“ aufgenommen, welche Part XVIII und Part XXVIII des Challenger-Report bilden. Diese beiden monographischen Reports enthalten auch ausserdem viele Beobachtungen über Plankton, welche ich auf früheren Reisen angestellt und bis dahin nicht publicirt hatte.

Die ausgedehnten Erfahrungen, welche ich mir so durch eigene Beobachtung des lebenden Plankton während eines Zeitraumes von drei Decennien erworben hatte, erfuhren eine höchst werthvolle Ergänzung durch die Untersuchung grosser und gut conservirter Plankton-Sammlungen, welche mir von zwei verschiedenen Seiten zur Disposition gestellt wurden, vom Capitän RABBE in Bremen und von der „Challenger“-Direction in Edinburgh. Capitain HEINRICH RABBE überliess mir mit grösster Liberalität die werthvollen Sammlungen von pelagischen Thieren, welche er auf drei verschiedenen Reisen (mit dem Bremer Schiffe „Joseph Haydn“) im Atlantischen, Indischen und Pacifischen Ocean zusammengebracht und nach meiner Anweisung, unter Anwendung der neueren Methoden, vorzüglich conservirt hatte. Dieses ausserordentlich reiche und werthvolle Material, in zahlreiche Flaschen vertheilt, umfasst Plankton-Fänge aus den verschiedensten Localitäten der drei Oceane, hauptsächlich der südlichen Erdhälfte; es giebt in ähnlicher Weise (wenn auch in kleinerem Maassstabe) eine vollständige Uebersicht über die Mannichfaltigkeit der Plankton-Bildung und die Unterschiede ihrer Zusammensetzung, wie die viel ausgedehntere Sammlung des „Challenger“; die RABBE'sche Sammlung ergänzt zugleich die letztere in willkommenster Weise, da der Curs des „Challenger“ südwärts vom Indischen Ocean durch das Gebiet des Antarktischen Oceans ging, und zwischen dem Cap der guten Hoffnung und Melbourne sich stets südlich vom 40° S. Br. hielt. Der Curs des „Joseph Haydn“ hingegen ging auf wiederholten Reisen durch den Indischen Ocean viel nördlicher und berührte (zwischen Madagascar, den Cocos-Inseln und Sumatra) eine Anzahl von Punkten, auf denen das pelagische Netz einen sehr reichen und eigenthümlich zusammengesetzten Auftrieb erzielte. Ich hoffe, die speciellen Resultate, welche ich durch die Untersuchung der RABBE'schen Plankton-Sammlungen erhalten habe, unter Benutzung

des vortrefflichen Tagebuchs, welches Capitain Rabbe über seine Beobachtungen führte, bald ausführlich publiciren zu können. Die Funde von neuen Radiolarien, Medusen und Siphonophoren, welche ich denselben verdanke, sind bereits in meinen monographischen Bearbeitungen dieser drei Klassen, im Challenger-Report, mitgetheilt, und ich habe in dem Vorwort zu diesen Werken nicht unterlassen, Herrn Capitain Heinrich Rabbe meinen gebührenden Dank für seine äusserst werthvolle Unterstützung auszusprechen.

Von allen Expeditionen, welche bisher zur Erforschung der Biologie des Oceans ausgesandt wurden, ist ohne Zweifel diejenige des „Challenger“ die bei weitem grossartigste und fruchtbarste, und ich erkenne es mit besonderem Danke an, dass mir vergönnt war, an der Ausarbeitung ihres wundervollen Materials mich volle zwölf Jahre hindurch zu betheiligen. Als ich nach der Rückkehr der Challenger-Expedition von deren Leiter, Sir Wyville Thomson (im Herbst 1876, in Edinburgh) die ehrenvolle Aufforderung erhielt, die ausgedehnte Radiolarien-Sammlung derselben zu bearbeiten, glaubte ich, nach flüchtiger Uebersicht über deren Schätze, im Laufe von drei bis fünf Jahren ihre Untersuchung ausführen zu können. Allein je weiter ich in der Untersuchung vorschritt, desto unermesslicher dehnte sich das neue Formen-Gebiet vor mir aus, vergleichbar dem gestirnten Himmel (4, p. XV). Es dauerte ein volles Decennium, bis ich den Report on the Radiolaria (Part XVIII) vollendet hatte. Daran schlossen sich dann noch drei andere Reports, über die vom „Challenger“ gesammelten Tiefsee-Hornschwämme (Part LXXXII), Tiefsee-Medusen (Part XII) und Siphonophoren (Part XXVIII). Die vergleichende Untersuchung dieser unglaublich reichen Plankton-Schätze war aber nicht nur desshalb höchst interessant und lehrreich, weil sie eine Fülle von neuen Organisations-Formen aus den betreffenden Thier-Klassen zu Tage förderte; sondern auch namentlich desshalb, weil sie meine allgemeinen Anschauungen über die Bildung, Zusammensetzung und Bedeutung des Plankton wesentlich bereicherte und vervollständigte. Für die hochherzige Liberalität, mit der mir dieselben von Sir Wyville Thomson, und nach dessen vorzeitigem Tode (1882) von seinem Nachfolger, Dr. John Murray, zur vollen Disposition gestellt wurden, bin ich beiden Herren zum lebhaftesten Danke verpflichtet.

Ein Verzeichniss der 168 Beobachtungs-Stationen der Challenger-Expedition, deren Grundproben, Plankton-Ergebnisse und Oberflächen-Präparate ich untersuchen konnte, habe ich in § 240

des Reports on the Radiolaria gegeben (4, p. CLX). Die Zahl der untersuchten Flaschen, welche Plankton in Weingeist (aus allen Theilen des Oceans) enthalten, beläuft sich auf mehr als hundert. Dazu kommt noch eine grosse Anzahl von „wundervollen Präparaten, welche Dr. JOHN MURRAY auf den verschiedenen Beobachtungs-Stationen der Reise an Ort und Stelle angefertigt, mit Carmin gefärbt und in Canada-Balsam eingeschlossen hatte. Ein einziges solches Präparat (z. B. von Station 271) enthielt oft 20 bis 30, bisweilen selbst über 50 neue Arten. Da das Material für diese Präparate mittelst des Taunetzes nicht allein von der Oberfläche aller vom „Challenger" besuchten Meerestheile, sondern auch aus verschiedenen Tiefenzonen entnommen wurde, liefern dieselben werthvolle Aufschlüsse sowohl für die Morphologie, als auch für die Physiologie und Chorologie. Viele neue Entdeckungen verdanke ich dem Studium solcher Stations-Präparate; ich konnte deren gegen tausend untersuchen" (4, p. 16).

Wenn ich mir erlaube, hier diese Mittheilungen über die Entwickelung und Ausdehnung meiner eigenen Plankton-Studien einzuflechten, so geschieht es, weil ich mich dazu verpflichtet fühle durch die nachfolgende zusammenfassende Darstellung ihrer Ergebnisse. Ich bin jetzt ausser Stande, alle einzelnen Belege dafür mitzutheilen, und muss mir die eingehende Verwerthung der wichtigsten Beobachtungs-Reihen für eine spätere ausführlichere Arbeit vorbehalten. Da ich aber zu meinem Bedauern genöthigt bin, den weitreichenden, neuerdings von HENSEN aufgestellten Behauptungen (22) meinerseits entschiedenen Widerspruch entgegenzusetzen, so kann ich diesen zunächst nur damit begründen und entschuldigen, dass ich mich auf meine vieljährigen und ausgedehnten Erfahrungen berufe. Ich glaube nicht in der Annahme zu irren, dass ich unter den lebenden Naturforschern Einer von denjenigen bin, die sich durch eigene ausdauernde Untersuchung an Ort und Stelle mit den Verhältnissen des Plankton am genauesten bekannt gemacht und am tiefsten in diese verwickelten Probleme der marinen Biologie hineingearbeitet haben. Wenn ich nicht so viele Jahre hindurch dieselben fortwährend im Auge behalten, und bei jedem neuen Besuche des Meeres sie von Neuem in Angriff genommen hätte, würde ich nicht wagen, die im Folgenden aufgestellten Behauptungen mit solcher Bestimmtheit zu vertreten, wie es hier geschieht.

III. Chorologische Begriffe.

Die Wissenschaft von der Verbreitung und Vertheilung des organischen Lebens im Meere — die marine Chorologie — hat in den letzten Decennien erstaunliche Fortschritte gemacht. Dennoch steht dieser neue Zweig der Biologie weit zurück hinter der nächstverwandten terrestrischen Chorologie, der Topographie und Geographie der landbewohnenden Organismen. Wir besitzen noch kein einziges Werk, welches die Chorologie der Seepflanzen und Seethiere in ähnlicher Weise zusammenfassend und übersichtlich behandelte, wie dies für die Landpflanzen in Griesebach's „Vegetation der Erde" (1872), für die Landthiere in Wallace's „Geographischer Verbreitung der Thiere" (1876) geschehen ist.

Wie viel hier noch zu thun ist, zeigt schon die Thatsache, dass nicht einmal die einfachsten Grundbegriffe der marinen Chorologie festgestellt sind. Um nur ein Beispiel anzuführen, so wird einer der wichtigsten Begriffe unseres Gegenstandes, derjenige der pelagischen Fauna und Flora, schon jetzt in dreifach verschiedenem Sinne angewendet. Ursprünglich, und durch mehrere Decennien, wurde dieser Begriff nur im Sinne von Johannes Müller gebraucht, für die Thiere und Pflanzen, welche an der Meeres-Oberfläche schwimmend gefunden werden. Dann wurde der Begriff auch auf die ganz verschiedene Thier- und Pflanzen-Welt übertragen, welche an der Oberfläche der Süsswasser-Becken gefunden wird; so stellt z. B. A. Weismann in seinem Vortrage über „Das Thierleben im Bodensee" (1877) die am Ufer lebende Thierwelt gegenüber der „pelagischen oder See-Gesellschaft, welche sich im freien See aufhält". In einem dritten, ganz verschiedenen Sinne hat neuerdings Chun (1887) den Begriff des pelagischen Thierlebens erweitert, indem er ihn von der Oberfläche des Oceans hinab bis zu den grössten Meeres-Tiefen ausdehnt (15, p. 45). In diesem Sinne fällt der Begriff der pelagischen Organismen ungefähr mit dem „Plankton" von Hensen zusammen.

Welche Verwirrung durch die verschiedenartige Verwendung solcher Grundbegriffe entstehen muss, liegt auf der Hand, und ist bereits durch die Erfahrung bestätigt. Unter diesen Umständen scheint es mir unvermeidlich, hier einen Versuch zur Klärung derselben zu unternehmen, und wenigstens die wichtigsten Grund-

begriffe der marinen Chorologie festzustellen. Ich werde mich dabei möglichst an denjenigen Sprachgebrauch halten, welcher von der Mehrzahl der besseren Autoren angenommen ist.

Marine Flora und Fauna.

Da die alte Streitfrage von der „Grenze des Thier- und Pflanzen-Reichs“ bei den „Plankton-Studien“ auf's Neue in den Vordergrund tritt, müssen hier zunächst einige Worte zu deren Erledigung vorausgeschickt werden. Denn gerade im Plankton spielen diejenigen, grösstentheils mikroskopischen Organismen eine Hauptrolle, welche auf jener Grenze stehen, und welche man als Vertreter eines neutralen „Protistenreiches“ ansehen kann: die einzelligen Diatomeen und Murracyteen, Dictyocheen und Palmellarien, Thalamophoren und Radiolarien, Dinoflagellaten und Cystoflagellaten. Da noch heute nicht selten behauptet wird, dass es zur Beantwortung jener Grenzfrage neuer Untersuchungen, „exacter Beobachtungen und Experimente“ bedürfe, muss ich hier die entgegengesetzte Anschauung vertreten, dass nicht auf diesem empirischen und inductiven Wege die gewünschte Antwort zu erlangen ist, sondern nur auf dem philosophischen und deductiven Wege logischer Begriffs-Bestimmung. Entweder benutzt man als maassgebenden Unterschied der beiden grossen organischen Reiche den physiologischen Gegensatz des Stoffwechsels, und nennt also „Pflanzen“ alle „Reductions-Organismen“ (mit chemisch-synthetischer Function), und „Thiere“ alle „Oxydations-Organismen“ (mit chemisch-analytischer Function) — oder man legt grösseres Gewicht auf den morphologischen Gegensatz des Körperbaues und stellt die einzelligen „Protisten“ (ohne Gewebe) gegenüber den vielzelligen „Histonen“ (mit Geweben)[1]). Für unsere hier vorliegende Aufgabe, und mit besonderer Rücksicht auf die wichtige Frage von der „Urnahrung“ und dem Stoffwechsel des Meeres, ist es hier zweckmässiger, den ersteren Weg einzuschlagen; ich betrachte also hier als Protophyta die Diatomeen, Murracyteen und Dinoflagellaten; als Protozoa die Thalamophoren, Radiolarien und Cystoflagellaten.

---

1) Protisten und Histonen können dann Beide wieder auf Grund des verschiedenen Stoffwechsels in eine vegetale und eine animale Gruppe eingetheilt werden, die Protisten in *Protophyta* und *Protozoa*, die Histonen in *Metaphyta* und *Metazoa*. Vergl. hierüber die VIII. Aufl. meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“, 1889, S. 420 und 453.

Um die Gesammtheit der marinen Flora und Fauna mit einem Begriffe zu bezeichnen, dürfte der Ausdruck Halobios passend sein, im Gegensatze zu Limnobios, der Organismen-Welt des süssen Wassers, und zu Geobios, als der Gesammtheit der landbewohnenden oder terrestrischen Pflanzen- und Thierwelt. Unter dem Begriffe Bios fasste ja bereits der Vater der Naturgeschichte, ARISTOTELES, die gesammte „Welt der Lebendigen" zusammen, im Gegensatze zur leblosen Natur, dem Abion. Der Begriff der Biologie sollte daher auch immer nur in umfassendstem Sinne verwendet werden, für die gesammte organische Naturwissenschaft, im Gegensatze zur anorganischen, der Abiologie. In diesem Sinne sind also einerseits Zoologie und Botanik, andererseits Morphologie und Physiologie, nur untergeordnete Theile der Biologie, der Gesammt-Wissenschaft von den Organismen. Wenn auch heute noch nicht selten (— besonders in Deutschland —) der Begriff der Biologie in viel engerem Sinne, statt Oecologie gebraucht wird, so führt diese Beschränkung zu Missverständnissen. Ich bemerke dies hier nur desshalb, weil gerade in der Planktologie die interessanten und verwickelten Lebensbeziehungen der pelagischen Organismen, ihre Lebensweise und Oeconomie, häufig als biologische — statt ökologische — Probleme bezeichnet werden [1]).

Plankton und Benthos.

Wenn wir unter dem Begriffe des Halobios die Gesammtheit aller im Meere lebenden Organismen zusammenfassen, so zerfällt diese zunächst in ökologischer Beziehung in zwei grosse Hauptgruppen, in Benthos und Plankton. Benthos [2]) nenne ich, im Gegensatze zum Plankton, alle nicht schwimmenden Organismen des Meeres, also alle Thiere und Pflanzen, welche auf dem Grunde des Meeres sich aufhalten, entweder festsitzend (sessile), oder der freien Ortsbewegung fähig, kriechend oder laufend (vagile). Der grosse ökologische Gegensatz, der in der gesammten Lebensweise und der daran angepassten Ge-

---

1) Die Begriffe der Biologie und Oecologie sollten besonders desshalb nicht verwechselt werden, weil die letztere nur einen Theil der Physiologie bildet. Vergl. hierüber meine Generelle Morphologie, 1866, Bd. I, p. 8, 21; Bd. II, p. 286; ferner meinen Vortrag „Ueber Entwickelungsgang und Aufgabe der Zoologie" (Jena. Zeitschr. für Med. u. Nat., Bd. V, 1870; Ges. pop. Vortr. II, 1).

2) *βένθος, τὸ*; der Boden des Oceans; Derivat. die darauf lebenden Organismen.

staltung zwischen den benthonischen und planktonischen Organismen existirt, rechtfertigt diese begriffliche Unterscheidung, wenn auch eine scharfe Grenze hier ebensowenig, wie anderswo zu ziehen ist. Das Benthos selbst kann dann wieder eingetheilt werden in littorales und abyssales. Das Littoral-Benthos umfasst die sessilen und vagilen Seethiere der Küsten, sowie alle am Meeresboden befestigten Pflanzen; das Abyssal-Benthos hingegen enthält alle festsitzenden oder kriechenden (aber nicht schwimmenden) Thiere der Tiefsee. Obwohl der morphologische Gesammt-Character des Benthos, entsprechend den physiologischen Eigenthümlichkeiten der Lebensweise, von demjenigen des Plankton sehr verschieden ist, so stehen doch beide Hauptgruppen des Halobios zu einander in vielfachen und innigen Wechselbeziehungen. Zum Theil sind diese Beziehungen nur phylogenetischer, zum Theil aber auch noch heute ontogenetischer Natur, wie z. B. der Generationswechsel der benthonischen Polypen und der planktonischen Medusen. Die Anpassung der marinen Organismen an die Lebensweise und die dadurch bedingte Organisation kann in beiden Hauptgruppen primär oder secundär sein. Diese und andere Beziehungen derselben, sowie die allgemeinen Character-Züge der pelagischen Fauna und Flora sind von Fuchs (12) und Moseley (7) bereits eingehend erörtert worden.

Plankton und Nekton.

Der Begriff des Plankton selbst kann in weiterem und engerem Sinne gefasst werden; entweder versteht man darunter alle im Meere schwimmenden Organismen, die passiv treibenden und die activ schwimmenden, oder man schliesst diese letzteren davon aus. Hensen versteht unter Plankton „Alles, was im Wasser treibt, einerlei ob hoch oder tief, ob todt oder lebendig. Das Entscheidende ist, ob die Thiere willenlos mit dem Wasser treiben, oder ob sie einen gewissen Grad der Selbständigkeit dieser Triebkraft gegenüber bewahren? Die Fische gehören daher höchstens in der Form von Eiern und Brut zum Plankton, aber nicht als erwachsene Thiere; die Copepoden, obgleich lebhaft schwimmend, werden doch willenlos mit dem Wasser fortgerissen, und müssen daher zum Plankton gerechnet werden“ (9, p. 1). Wenn man in dieser Weise mit Hensen den Begriff des Plankton beschränkt, so muss man dem passiv treibenden Plankton das activ schwimmende Necton entgegenstellen. Indessen verliert dann der Begriff jeden festen Halt und wird abhängig von ganz variablen Verhältnissen, von der wechselnden Stärke

des Stroms, in dem das Thier treibt, von der augenblicklichen Energie seiner willkürlichen Schwimmbewegung u. s. w. Ein pelagischer Fisch oder Copepode, der von einer starken Strömung mit fortgerissen wird, also zum Plankton gehört, kann wenige Schritte seitwärts, ausserhalb derselben, ganz willkührlich seinen Weg selbstständig bestimmen, und gehört dann zum Nekton. Es erscheint daher wohl zweckmässiger, den Begriff des Plankton vorläufig im weiteren Sinne zu fassen, im Gegensatze zum Benthos.

Gerade für die Hauptaufgabe, die sich Hensen bei seinen Plankton-Studien gestellt hat, für die physiologischen Untersuchungen über den Stoffwechsel des Meeres, kann jene Beschränkung des Plankton-Begriffes nicht festgehalten werden. Denn ein einziger grosser Fisch, der täglich Hunderte von Pteropoden oder Tausende von Copepoden verzehrt, greift in die Oeconomie des Meeres tiefer ein als Hunderte von kleinen Wirbellosen, welche zum Plankton gehören. Bei Besprechung der Vertebraten des Plankton werde ich unten darauf zurückkommen. Will man jedoch mit Hensen aus praktischen Gründen die willenlos treibenden Thiere des Plankton von den willkührlich ihre Schwimmbewegung verfolgenden (vom Strome unabhängigen) Thieren trennen, so könnte man erstere als ploterische den letzteren als nectерischen gegenüberstellen [1]).

Haliplankton und Limnoplankton.

Obwohl die schwimmende Bevölkerung der süssen Gewässer weit geringere Mannichfaltigkeit und Eigenthümlichkeit zeigt, als diejenige des Meeres, so entwickeln sich doch auch unter der ersteren theilweis ähnliche Verhältnisse, wie unter den letzteren. Auch beginnt bereits das Studium der „pelagischen Thiere der Gebirgsseen“ u. s. w. einen erfreulichen Aufschwung zu nehmen. Es wird daher nöthig werden, auch hier ähnliche Begriffe festzustellen, wie für die marine Fauna bereits geschehen ist. Da der Begriff „pelagisch“ nur für Seethiere verwendet werden darf, wird es zweckmässig sein, die sogenannten „pelagischen“ Thiere des Süsswassers als limnetische zu bezeichnen; unter diesen können wir dann wieder unterscheiden: autolimnetische, (nur die Oberfläche bewohnende), zonolimnetische (auf gewisse Tiefenzonen beschränkte) und bathylimnetische (Tiefsee-Bewohner). Die Gesammtheit der schwimmenden oder treibenden Bevölkerung

1) πλωτήρ = treibend; νηκτήρ = schwimmend.

des Süsswassers kann man als Limnoplankton bezeichnen, im Gegensatze zu dem marinen Haliplankton (9, p. 1), welches wir hier kurzweg Plankton nennen.

Oceanisches und neritisches Plankton[1]).

Die vielfachen Unterschiede, welche der Character des Plankton nach seiner Vertheilung im Meere zeigt, führen zunächst, mit Rücksicht auf seine horizontale Verbreitung, zur Unterscheidung von oceanischem und neritischem Plankton. Oceanisches Plankton ist dasjenige des offenen Weltmeeres, mit Ausschluss des schwimmenden Küsten-Bios. Das Gebiet des oceanischen Plankton kann vom zoologischen Gesichtspunkte aus in fünf grosse Provinzen eingetheilt werden: 1) der Arktische Oeean; 2) der Atlantische Ocean; 3) der Indische Ocean; 4) der Pacifische Ocean; 5) der Antarktische Ocean. In jeder dieser fünf grossen Provinzen sind characteristische Genera des Plankton theilweise durch verschiedene Species vertreten, wenn auch die Unterschiede bei weitem nicht so bedeutend sind, als in den verschiedenen Provinzen der neritischen und noch mehr der littoralen Fauna.

Das neritische Plankton umfasst die schwimmende Fauna und Flora der Küsten-Regionen, sowohl der Continente, als der Archipele und Inseln. Dasselbe ist in seiner Zusammensetzung von dem oceanischen Plankton wesentlich verschieden, und sowohl quantitativ als qualitativ reicher. Denn längs der Küsten entwickeln sich, zum Theil unter dem Schutze des Littoral-Bios, oder in genetischem Zusammenhang mit ihm, zahlreiche schwimmende Thier- und Pflanzenformen, welche im offenen Ocean entweder überhaupt nicht vorkommen, oder doch rasch zu Grunde gehen; wohl aber können die treibenden Organismen des letzteren durch Strömungen oder Stürme an die Küsten getrieben werden und sich dann mit dem neritischen Plankton mischen. Schon aus diesem Grunde ist der Reichthum des neritischen Plankton an Gattungen und Arten viel grösser als derjenige des oceanischen. Die verwickelten und vielseitigen Beziehungen des letzteren zum ersteren, sowie die Beziehungen beider zum Benthos (sowohl littoralem als abyssalem) sind noch wenig untersucht und enthalten eine Fülle von interessanten Problemen. Man könnte das neritische Plankton auch als „Littoral-Plankton“ bezeichnen, wenn es

1) *Νηρίτης*, Sohn des Nereus, Enkel des Pontus und der Gaea.

nicht besser wäre, den Begriff des littoralen Bios auf die nicht schwimmenden Organismen der Küste, die vagilen und sessilen Formen zu beschränken.

Pelagisches, zonarisches und bathybisches Plankton.

Den Begriff des pelagischen Plankton behalte ich in seiner ursprünglichen Fassung bei, wie er vor 45 Jahren von JOHANNES MÜLLER gegeben und bisher von der grossen Mehrzahl der Autoren gebraucht worden ist. Ich beschränke also den Begriff der pelagischen Fauna und Flora auf diejenigen activ oder passiv schwimmenden Thiere und Pflanzen, welche an der Oberfläche des Meeres schwimmend angetroffen werden, gleichviel ob sie sich nur hier oder zugleich in einer variablen Tiefe unterhalb derselben finden. Es sind dies die superficialen und interzonaren Organismen von CHUN (15, p. 54). Dagegen scheide ich aus den zonarischen und bathybischen Bios. Zonarisches Plankton nenne ich diejenigen Organismen, welche nur in einer bestimmten Tiefen-Zone des Oceans vorkommen und weder oberhalb derselben (an der Oberfläche der See) noch unterhalb (am Meeresboden) angetroffen werden; so z. B. viele Phaeodarien und Crustaceen; ferner die von CHIERCHIA entdeckten Tiefsee-Siphonophoren, welche von ihm zahlreich und in grosser verticaler und horizontaler Ausdehnung angetroffen wurden, aber niemals höher als 1000 Meter unter der Oberfläche und niemals tiefer als 1000 Meter über dem Meeresboden (8, p. 85). Die tiefste Abtheilung dieser zonarischen Fauna bildet das bathybische Plankton (oder der profunde Auftrieb), d. h. die Thiere der Tiefsee, welche immer nur über deren Boden schweben, ohne ihn zu berühren, gleichviel ob sie zu dem abyssalen Benthos in bestimmten Beziehungen stehen oder nicht. Man könnte sie auch „abyssales Plankton“ nennen, wenn es nicht praktischer wäre, den Begriff „abyssal“ auf das (vagile und sessile) Benthos der Tiefsee zu beschränken. Zum bathybischen Plankton gehören viele Phaeodarien, einige Medusen und Siphonophoren, viele Tiefsee-Crustaceen, *Tomopteris euchaeta*, *Megalocercus abyssorum* etc. (15, p. 55—57).

In jeder dieser verticalen Abtheilungen des Plankton können die Unterschiede der horizontalen Verbreitung sich geltend machen. Wir können also oceanische und neritische Formen ebenso in der pelagischen Fauna unterscheiden wie in der zonarischen und bathybischen Fauna.

Autopelagisches, bathypelagisches und spanipelagisches Plankton.

Wenn wir den Begriff des „pelagischen Bios“, den alten Sprachgebrauch beibehaltend, auf diejenigen Organismen beschränken, welche zu irgend einer Zeit an der Oberfläche des Meeres schwimmend oder treibend getroffen werden (wenn wir diesen Begriff also nicht mit Chun, 15, p. 45, auf die zonarischen und bathybischen Thiere ausdehnen), so wird es weiterhin nöthig sein, durch besondere Begriffe diejenigen Lebensformen zu unterscheiden, welche beständig, zeitweilig oder nur ausnahmsweise an der Meeres-Oberfläche leben; ich schlage dafür die Bezeichnungen autopelagisch, bathypelagisch und spanipelagisch vor. Autopelagisch sind also diejenigen Thiere und Pflanzen, welche constant nur an der Oberfläche (oder bei stürmischen Wellen in geringer Tiefe unter derselben) vorkommen, die „superficialen“ von Chun (15, p. 45, 60). Zu dieser „constanten superficialen Fauna“ gehören z. B. viele Polycyttarien (die meisten Sphaerozoiden), viele Medusen (z. B. Eucopiden) und manche Siphonophoren (z. B. Forskaliden); ferner die lobaten Ctenophoren (*Eucharis*, *Bolina*); einzelne Arten von *Sagitta* (z. B. *bipunctata*) und manche Copepoden (z. B. *Pontellina*, 15, p. 27).

Bathypelagisch nenne ich alle diejenigen Organismen, welche nicht bloss an der Oberfläche vorkommen, sondern auch in die Tiefe hinabgehen und oft die tiefen Schichten des Oceans in nicht minder erstaunlichen Massen erfüllen, als die oberflächlichen; Chun bezeichnet solche bathypelagische Thiere als „interzonare pelagische Thiere“ (15, p. 45). Hierher gehört wahrscheinlich die grosse Hauptmasse des Plankton; denn es ist durch die übereinstimmenden Untersuchungen von Murray (5, 6), Moseley (7), Chierchia (8) und Chun (15, 16), sowie durch meine eigenen ausgedehnten Erfahrungen höchst wahrscheinlich geworden, dass die groesse Mehrzahl der pelagischen Thiere und Pflanzen nur einen Theil ihres Lebens an der Oberfläche, den anderen Theil in verschiedenen Tiefen schwebend zubringt. Unter diesen bathypelagischen Thieren lassen sich dann weiter unterscheiden: A) Nyctipelagische, welche nur des Nachts an die Oberfläche steigen, tagsüber in der Tiefe weilen: sehr zahlreiche Medusen, Siphonophoren, Pyrosomen, die meisten Pteropoden und Heteropoden, sehr viele Crustaceen u. s. w. B) Chimopelagische,

welche nur im Winter an der Oberfläche erscheinen, im Sommer dagegen in der Tiefe verborgen sind: viele Radiolarien, Medusen, Siphonophoren, Ctenophoren, ein Theil der Pteropoden und Heteropoden, viele Crustaceen u. s. w. C) Allopelagische, welche unregelmässige verticale Wanderungen antreten, bald an der Oberfläche, bald in der Tiefe erscheinen, unabhängig von den Temperatur-Schwankungen, welche den Wohnungswechsel der nyctipelagischen und chimopelagischen Thiere bestimmen; die Ursachen dieser Wanderungen dürften in verschiedenen ökologischen Bedingungen, in den Verhältnissen der Fortpflanzung, der Ontogenese, der Nahrungsquellen u. s. w. zu finden sein.

Spanipelagisch endlich könnte man solche Thiere nennen, welche fast immer in der Tiefe des Meeres (zonarisch oder bathybisch) leben, aber nur selten und ausnahmsweise zur Oberfläche hinaufkommen; es giebt nicht wenige Tiefseethiere, welche zwar jedes Jahr einmal an die Meeresfläche emporsteigen, aber nur für kurze Zeit, nur für wenige Wochen oder selbst nur einzelne Tage, z. B. *Athorybia* und *Physophora* unter den Siphonophoren, *Charybdea* und *Periphylla* unter den Medusen. Die Ursachen dieser auffallenden spanipelagischen Lebensweise dürften meistens in den Verhältnissen der Fortpflanzung und Ontogenese liegen; sie dürfte viel häufiger sein, als es bis jetzt den Anschein hat.

Holoplanktonische und meroplanktonische Organismen.

Während zahlreiche Organismen ihr ganzes Leben im Meere schwebend zubringen und ihren vollständigen Entwickelungskreis in demselben durchlaufen, ist das bei anderen nicht der Fall; vielmehr bringen diese einen Theil ihres Lebens im Benthos zu, entweder vagil oder sessil. Die erste Gruppe nennen wir holoplanktonisch, die zweite hingegen meroplanktonisch. Zu den holoplanktonischen Organismen, welche gar keine Beziehung zum Benthos haben (also „rein pelagisch, zonarisch oder bathybisch“ sind) gehören ein grosser Theil der Diatomeen und Oscillarien, alle Murracyteen und Peridineen; ferner alle Radiolarien, viele Globigerinen, die hypogenetischen Medusen (ohne Generationswechsel), alle Siphonophoren und Ctenophoren, alle Chaetognathen, Pteropoden, die Copelaten, Pyrosomen und Thalidien u. s. w.

Die meroplanktonischen Organismen hingegen, welche nur einen Theil ihres Lebens im Meere schwimmend sich finden, den anderen Theil vagil oder sessil im Benthos zubringen

(entweder littoral oder abyssal), sind durch folgende Gruppen vertreten: ein Theil der Diatomeen und Oscillarien, die planktonischen Fucoideen, die metagenetischen Medusen (Craspedoten mit Hydroid-Ammen, Acraspeden mit Scyphostom-Ammen), einige Turbellarien und Anneliden u. s. w.; meroplanktonisch sind ferner die „pelagischen Larven" der Hydroiden und Korallen, vieler Helminthen und Echinodermen, Acephalen und Gastropoden u. s. w.

IV. Uebersicht der Plankton-Organismen.

IV. A. Protophyten des Plankton.

Die Gruppe der einzelligen Pflanzen (*Protophyta*)[1]) ist für die Physiologie des Plankton und für den „Stoffwechsel des Meeres" von der allergrössten Bedeutung; denn sie liefert den weitaus grössten Theil der „Urnahrung". Die ungeheuren Massen von Nahrung, welche die unzähligen Schaaren der schwimmenden Seethiere alltäglich verzehren, stammen zum grössten Theil, direct oder indirect, aus der planktonischen Flora, und in dieser sind die einzelligen Protophyten von viel grösserer Bedeutung als die vielzelligen Metaphyten. Trotzdem ist die Naturgeschichte dieser kleinen Pflanzen bisher sehr vernachlässigt. Noch kein Botaniker hat den Versuch gemacht, die Plankton-Flora im Ganzen und in ihren Beziehungen zur planktonischen Fauna darzustellen. Nur eine einzige formenreiche Classe, die der Diatomeen, ist genauer untersucht und systematisch bearbeitet; für die übrigen Gruppen ist nicht einmal der Versuch einer systematischen Uebersicht unternommen; und viele einzelne Formen von grosser Bedeutung sind sogar erst in neuester Zeit als einzellige Pflanzen erkannt. Ich muss mich daher darauf beschränken, hier die wichtigsten Gruppen der Plankton-Flora kurz aufzuzählen; ihre allgemeine Verbreitung und massenhafte Entwickelung ist nach meiner Ueberzeugung bisher sehr unterschätzt und verdient mit Rücksicht auf den „Stoffwechsel des Oceans" die eingehendste Berücksichtigung. Ich finde Massen von verschiedenen Protophyten überall

1) Die Trennung der Protophyten von den Metaphyten ist ebenso berechtigt, wie diejenige der Protozoen von den Metazoen. Letztere bilden Gewebe, erstere nicht. (Vergl. die VIII. Aufl. meiner Natürl. Schöpfungsgeschichte, 1889, p. 420—453.)

im Plankton vor und vermuthe, dass dieselben hauptsächlich desshalb so vernachlässigt worden sind, weil sie theils von geringer Grösse, theils von wenig auffallender Form sind. Viele derselben sind auch wohl für Protozoen oder für Eier von planktonischen Metazoen gehalten worden.

Das System der Protophyten — eine höchst dringliche Aufgabe der Botanik — dürfte als Grundlage der Unterscheidung der grösseren Gruppen wohl folgende Verhältnisse in den Vordergrund zu stellen haben: 1. Die Art der Fortpflanzung, ob durch einfache Theilung (*Schizophyta*) (Zweitheilung, Viertheilung, Vieltheilung) oder durch Bildung beweglicher Schwärmsporen (*Mastigophyta*); 2. die Beschaffenheit des Phytochroms, des gelben, rothen oder braunen Farbstoffs, der im Protoplasma der Zelle (meist in Körnerform) vertheilt und für die Assimilation von grösster Bedeutung ist (Chlorophyll, Diatomin, Erythrin, Phaeodin etc.); 3. die morphologische und chemische Beschaffenheit der Zellmembran (Cellulose oder Kieselerde, kapselförmig oder zweiklappig u. s. w.). So lange wir die gegenwärtig bestehende Ansicht der Pflanzen-Physiologen festhalten, dass für den fundamentalen Assimilations-Process des vegetalen Stoffwechsels, für die Synthese von Protoplasma und Amylum, die Anwesenheit des vegetalen Farbstoffes erforderlich ist, werden wir als echte Protophyten nur solche einzellige Organismen betrachten dürfen, die mit einem solchen Phytochrom ausgestattet sind; dann werden wir aber auch eine ganze Anzahl von Protisten hierher zu ziehen haben, die bisher zu den Protozoen gerechnet wurden, so die Murracyteen, Dictyocheen, Peridineen. Als characteristische und wichtige Protophyten des Plankton führe ich hier sieben Gruppen auf:

1. Chromaceae, 2. Calcocyteae, 3. Murracyteae, 4. Diatomeae, 5. Xanthelleae, 6. Dictyocheae, 7. Peridineae.

I. **Chromaceen** (30, p. 452). Zu dieser niedersten vegetalen Gruppe ist wahrscheinlich eine Anzahl von kleinen „einzelligen Algen“ einfachster Form zu stellen, die massenhaft im Plankton vorkommen, aber wegen ihrer geringen Grösse und einfachen Kugel-Gestalt bisher meistens übersehen oder vermuthlich für Keimzellen anderer Organismen gehalten wurden. Sie mögen hier vorläufig als *Procytella primordialis* unterschieden werden. Der Durchmesser der kugeligen Zellen beträgt bei den kleineren Formen nur 0,001—0,005, bei den grösseren 0,008—0,012 mm, selten mehr. Jede Zelle enthält meistens nur ein Phytochrom-Korn, von grünlicher

Farbe, die bald mehr ins Gelbe oder Rothe, bald mehr ins Blaue oder Braune fällt. Ob daneben noch ein winziger Kern vorhanden, ist zweifelhaft. Die Vermehrung geschieht einfach durch Zweitheilung oder Viertheilung, und scheint äusserst rasch vor sich zu gehen; aber Schwärmsporen scheinen nicht gebildet zu werden. Hunderte oder Tausende solcher grüner Kügelchen können in Gallertkugeln vereinigt sein. Ob diese einfachsten Chromaceen zu den Chroococcceen oder Protococcceen oder einer anderen primitiven Protophyten-Gruppe gehören, das zu bestimmen, muss ich der ferneren Untersuchung der Botaniker überlassen, ebenso ob diese winzigen Procytellen wirklich echte kernhaltige Zellen oder nur kernlose Cytoden sind. Für unsere Plankton-Studien sind dieselben nur insofern von Interesse, als sie in manchen (namentlich kälteren) Gebieten des Oceans sich in ungeheuren Massen, ähnlich den Diatomeen, entwickeln und neben diesen einen grossen Theil der Urnahrung bilden. Das Meer ist oft auf weite Strecken durch sie braun oder grün gefärbt, und sie bilden (— als *Protococcus marinus* beschrieben —) die Hauptnahrung von ungeheuren Copepoden-Schaaren, wie KÜKENTHAL in seinen „Beiträgen zur Fauna Spitzbergens“ mittheilt (1889, p. 165).

II. **Calcocyteen.** Als Calcocyteae oder „einzellige Kalkalgen“ habe ich in der VIII. Aufl. der „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“ (30, p. 437) die merkwürdigen kleinen Organismen bezeichnet, die als „Coccosphaeren, Cyathosphaeren und Rhabdosphaeren“ eine grosse Rolle im Leben des Oceans spielen. Sie finden sich massenhaft im Plankton der tropischen und subtropischen Meere (weniger in den kälteren Zonen) und fehlen niemals da, wo pelagische Thalamophoren in grosser Menge vorkommen. Gleich diesen sind sie bathypelagisch. Die Proplasma-Kugel, die das Innere der kleinen kalkschaligen Plastide ausfüllt und sich mit Carmin roth, mit Jod braun färbt, scheint kernlos zu sein (also eine Cytode). Die zierlichen Kalkplatten, welche die Schale zusammensetzen (Coccolithen, Cyatholithen, Rhabdolithen), und welche bei den Rhabdosphaeren einen Radial-Stab tragen, fallen nach dem Tode auseinander und sind massenhaft in allen Theilen der wärmeren Oceane und im Globigerinen-Schlamm ihres Bodens zu finden. MURRAY (5, p. 533; 6, p. 939) und WYVILLE THOMSON (14, I, p. 222) haben zuerst auf die weite Verbreitung und massenhafte Entwickelung dieser einzelligen Kalkalgen hingewiesen, und ich stimme ihnen in der Annahme bei, dass sie in der Biologie

des Oceans und bei der Bildung seines Globigerinen-Schlammes eine bedeutende Rolle spielen.

III. **Murracyteen.** Mit diesem Namen erlaube ich mir hier eine sehr merkwürdige, aber bisher vernachlässigte Gruppe von planktonischen Protophyten zu belegen, welche erst von JOHN MURRAY entdeckt und (1876) unter dem Namen *Pyrocystis* beschrieben wurden (**5**, p. 533, Plate XXI; **6**, p. 935—938). Diese „einzelligen Algen" sind durchsichtige Bläschen von 0,5—1—1,5 mm Durchmesser und kugeliger, länglich-runder oder spindelförmiger Gestalt. Ihre einfache, geschlossene Zellmembran ist sehr dünn und zerbrechlich, glasartig; sie wird durch Jod und Schwefelsäure blau gefärbt, und besteht aus Cellulose, die eine geringe Quantität Kiesel-Erde zu enthalten scheint. Der Inhalt des Bläschens ist eine vacuolisirte Zelle, deren Protoplasma-Netz viele gelbe Diatomin-Körner einschliesst. Die kugelige Form (*Pyrocystis noctiluca*, MURRAY) ist in Grösse und Gestalt sehr ähnlich der gewöhnlichen *Noctiluca miliaris*, und wahrscheinlich öfter mit ihr verwechselt worden. Ich beobachtete dieselbe schon vor 30 Jahren (1860) in Messina und später (1866) auf der canarischen Insel Lanzarote. Als JOHN MURRAY 1876 die erste Abbildung und genauere Beschreibung derselben publicirte, stellte er sie zuerst zu den Diatomeen, hat sie aber später (**6**, p. 935) mit Recht davon getrennt. Er sagt dort von *Pyrocystis noctiluca*: „Dieser Organismus ist an der Oberfläche des tropischen und subtropischen Oceans — oft in enormen Massen! — überall da vorhanden, wo die Temperatur mehr als 20—21° C. beträgt und das specifische Gewicht des Ocean-Wassers nicht durch die Anwesenheit von Küsten- und Fluss-Wasser verringert ist. Pyrocystis leuchtet sehr stark; das Licht geht vom Nucleus aus und ist die Hauptquelle der diffusen Phosphorescenz des aequatorialen Oceans bei ruhigem Wetter". Da diese einzelligen vegetalen Organismen nicht die characteristische zweiklappige Schale oder „Kieselschachtel" der Diatomeen besitzen, sondern ihre Zellmembran eine völlig geschlossene Kapsel bildet, können sie nicht zu den letzteren gerechnet werden, sondern müssen als Vertreter einer besonderen Gruppe von Protophyten angesehen werden, für welche ich den Namen Murracyteen oder „Glasbläschen" vorschlage (*Murra* hiess bei den Römern ein glasartiges Mineral — Flussspath? — aus welchem kostbare Gefässe angefertigt wurden)[1]).

1) Ich habe im Atlantischen und Indischen Ocean grosse Massen

IV. **Diatomeen.** Die ungeheuren Massen, in welchen die Diatomeen den ganzen Ocean bevölkern, und die ausserordentliche Bedeutung, welche sie als einer der wichtigsten Bestandtheile der „Urnahrung“ für den Stoffwechsel des Meeres besitzen, sind so vielfach erörtert, dass es hier genügt, auf die bezüglichen neueren Darstellungen von MURRAY (5, p. 533; 6, p. 737 etc.), FUCHS (12, p. 49), CASTRACANE (6, p. 930) und HENSEN (9, p. 80) zu verweisen. Früher wurde dabei hauptsächlich an die benthonischen Diatomeen gedacht, welche überall die Meeresküsten und die geringeren Tiefen des Meeresbodens in erstaunlichen Massen bedecken, theils festsitzend auf Stielen, theils sich langsam fortbewegend auf den Tangwäldern und festsitzenden Thierbänken der Küsten. Erst viel später wurde die nicht geringere Bedeutung der planktonischen Diatomeen erkannt, welche, ebensowohl im offenen Ocean, als in den Küstengewässern treibend, eine der wichtigsten Nahrungsquellen für die pelagischen Thiere liefern. Die oceanischen Diatomeen, welche oft in dicken Schleimschichten die Oberfläche des offenen Meeres überziehen, bilden eine besondere, bei weitem nicht genügend erforschte Flora, ausgezeichnet durch viele Formen von colossaler Grösse (mehreren Millimetern Durchmesser), eigenthümlich regulärer Gestaltung und äusserst dünnwandiger Kieselschale (so zahlreiche vom Challenger entdeckte Arten von *Ethmodiscus*, *Coscinodiscus*, *Rhizosolenia* u. s. w.). Die neritischen Diatomeen hingegen, welche schwimmend in nicht geringerer Zahl die Küstengewässer bevölkern, sind durchschnittlich kleiner und dickwandiger, und stehen

---

von Murracyteen beobachtet, und mehrere Arten unterschieden, die man auch als Vertreter von vier Gattungen ansehen kann: 1. *Pyrocystis noctiluca*, MURRAY: kugelig; 2. *Photocystis ellipsoides*, HKL.: ellipsoid; 3. *Murracystis fusiformis*, HKL. (= *Pyrocystis fusiformis*, MURRAY) spindelförmig; 4. *Nectocystis murrayana*, HKL.: cylindrisch. Die Murracyteen vermehren sich, wie es scheint, nur durch einfache Zelltheilung (gewöhnlich Zweitheilung, seltener Viertheilung). Nachdem sich der excentrische oder wandständige Kern getheilt hat, erfolgt die Theilung des weichen Zellenleibes, der von der festen kapselähnlichen Membran durch einen weiten (mit Gallerte gefüllten) Zwischenraum getrennt ist. Dann wird letztere gesprengt, und um jede der beiden Hälften oder der vier Tetraden sofort eine neue Hülle ausgeschieden. Phylogenetisch betrachtet, erscheinen die Murracyteen als uralte oceanische Protophyten von sehr einfachem Bau. Vielleicht darf man sie als die Stammformen der Diatomeen ansehen; dann würde die zweiklappige Schale der letzteren durch einfache Halbirung der Kapsel der ersteren entstanden sein.

im Ganzen in der Mitte zwischen den oceanischen und littoralen Formen. Die absolute und relative Quantität der planktonischen Diatomeen scheint vom Aequator hin gegen beide Pole gleichmässig zuzunehmen.

In der Tropen-Zone sind die pelagischen Diatomeen viel schwächer entwickelt, als in den gemässigten, und hier wieder viel geringer als in den Polar-Zonen. Der Arktische Ocean wird oft auf weite Strecken durch ungeheure Diatomeen-Massen in einen dicken, dunkeln Schleim verwandelt, das „schwarze Wasser", welches die Weidegründe der Walfische bildet. Die Pteropoden und Crustaceen, von welchen diese Cetaceen leben, nähren sich von jenem Diatomeen-Schleim, dem „Black Water" der Nordpolfahrer. Nicht weniger erstaunlich sind die ungeheuren Diatomeen-Massen, welche südlich vom 50. Breitengrade den Antarktischen Ocean erfüllen, und deren Kieselschalen, nach dem Tode zu Boden sinkend, den Diatomeen-Schlamm bilden (Challenger-Stationen 152—157). Die Taunetze füllten sich hier rasch mit solchen Diatomeen-Massen (grösstentheils aus *Chaetoceros* gebildet), dass diese, unmittelbar am Ofen getrocknet, einen dicken, watteähnlichen Filz bildeten (6, p. 920).

V. **Xanthelleen.** Eine höchst wichtige Rolle im Stoffwechsel des Meeres fällt den merkwürdigen Xanthelleen oder „Gelben Zellen" zu, welche als Symbionten im Körper zahlreicher Seethiere leben, ebensowohl im Plankton, wie im Benthos. Ich habe diese „gelben Zellen", welche schon von Huxley (1851) und von Johannes Müller (1858) im Calymma der Radiolarien beobachtet wurden, zuerst als „unzweifelhafte Zellen" nachgewiesen, ihre Structur und Vermehrung durch Theilung beschrieben (3, p. 84) und später (1870) gezeigt, dass sie constant Amylum enthalten (4, § 90). Aber erst Cienkowski stellte die Ansicht auf, dass die gelben Zellen selbstständige einzellige Organismen seien, „parasitische Algen", welche zeitweilig im Körper der Radiolarien leben, aber auch nach deren Tode fortwachsen und sich durch Theilung vermehren. Durch Karl Brandt (24, p. 65) und Patrick Geddes wurde dann diese Auffassung experimentell bestätigt, die Natur ihrer Symbiose näher erläutert, und endlich die weite Verbreitung der Xanthelleen im Körper zahlreicher Seethiere, sowie ihre Production von Zoosporen nachgewiesen (*Zooxanthella*, *Philozoon*). Ob dieselben mit gewissen „gelben einzelligen Algen", die frei im Plankton leben, ontogenetisch zusammenhängen, ist noch

weiter zu untersuchen. Vielleicht gehören in diese Gruppe auch die Xanthideen, welche von HENSEN (9, p. 79) und MOEBIUS (10, p. 124) als Arten von *Xanthidium* und als „dornige Cysten" beschrieben worden sind; kugelige Zellen, welche 0,1 mm Durchmesser erreichen, gelbe Diatomin-Körner enthalten und sich durch Theilung vermehren. Characteristisch ist ihre dicke, hyaline Schale, die aus schwach verkieselter Cellulose zu bestehen scheint und mit einfachen oder ästigen Radial-Stacheln bewaffnet ist. Ich finde diese Xanthideen sehr häufig im oceanischen Plankton. Vielleicht gehören dazu auch die kieselschaligen Xanthidien, die EHRENBERG häufig fossil gefunden hat.

VI. **Dictyocheen.** Die zierlichen Gitter-Gehäuse der Dictyochiden, aus hohlen Kieselstäbchen zusammengesetzt, finden sich oft massenhaft im Plankton vor, sowohl pelagisch, als zonarisch. Obwohl dieselben (auch im fossilen Zustande) schon lange den Mikroskopikern bekannt sind, herrschen doch über ihre wahre Natur noch sehr verschiedene Ansichten [1]). In einer vorläufigen Mittheilung „Ueber den Bau von *Distephanus* (*Dictyocha*) *speculum*" (Zoolog. Anzeiger Nr. 334) zeigte kürzlich ein früherer Schüler von mir, ADOLF BORGERT, dass jedes einzelne Gehäuse eine selbständige Geisselzelle umschliesst; er hält sie daher für eine neue Gruppe von Flagellaten (oder Mastigophoren), für welche er die Bezeichnung *Silicoflagellata* vorschlägt. Die von mir beschriebenen „Zwillings-Stücke" (4, p. 1549) deutet er als Doppel-Gehäuse, welche durch die Conjugation von zwei Flagel-

---

1) EHRENBERG, der 1838 und 1841 zuerst die zierlichen Kieselskelete von *Dictyocha* und *Mesocena* beschrieb, erklärte sie für Diatomeen, und unterschied nicht weniger als 50 Arten derselben, theils lebend, theils fossil. Ich beobachtete später in Messina (1859) innerhalb der zierlichen hutförmigen Gitterschale eine kleine Zelle eingeschlossen und stellt sie daher zu den Radiolarien, besonders mit Rücksicht auf die ähnlichen Kieselskelete einiger Nassellarien (*Acanthodesmida*). 20 Jahre später fand R. HERTWIG ein kugeliges Phaeodarium, dessen Calymma-Oberfläche mit zahlreichen *Dictyocha*-Hütchen bedeckt war, und glaubte daraufhin, sie zu dieser Legion stellen zu müssen; er verglich die einzelnen Kieselhütchen mit den zerstreuten Spicula der Sphaerozoiden. Ich schloss mich dieser Deutung in meinem Challenger-Report an (4, p. 1558); um so mehr, als ich selbst inzwischen eine gleiche Phaeodarie in Ceylon lebend beobachtete und in mehreren Gläsern der Challenger-Sammlung (besonders von Station 144, vom Cap der guten Hoffnung) zahlreiche ähnliche Phaeocystinen gefunden hatte (*Dictyocha stapedia*, 4, p. 1561, Pl. 101, Fig. 10—12).

laten-Individuen entstanden sind. Mir scheint diese neue Deutung sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, obgleich ich die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen halte, dass die Geisselzellen die Schwärmsporen des Phaeodarium selbst sind. Falls die grüngelben Pigmentkörner im Protoplasma der Dictyochiden Chlorophyll oder Phytochrom sind, würden sie zu den „einzelligen Algen" zu stellen sein. Wenn die Auffassung von Borgert, wie ich glaube, richtig ist, so können die häufig im Calymma von Phaeodarien vorkommenden Massen von Dictyochiden-Gehäusen wohl nur als die leeren Schalen von Silicoflagellaten gedeutet werden, welche eine skeletlose *Phaeodina* als Nahrung aufgenommen hat. Diese Annahme ist um so wahrscheinlicher, als dieselben auch im Calymma von anderen Radiolarien, zusammen mit Kieselschalen von Diatomeen und Tintinnoiden, häufig gefunden werden. Es würde dann dieser Fall analog zwei ähnlichen Erscheinungen sein, die ich selbst früher beschrieben habe: *Myxobrachia pluteus* (4, p. 22) und *Calcaromma calcarea* (4, p. LXX, § 102, D).

VII. **Peridineen** (= *Dinoflagellata* oder *Dinocytea*, früher *Cilioflagellata*). Diese Gruppe von Flagellaten (oder Mastigophoren), früher zu den Infusorien gestellt, ist neuerdings sicher als Protophyten-Gruppe, mit vegetalem Stoffwechsel erkannt. Sie ist im Plankton durch zahlreiche, zum Theil sehr auffallende und zierlich gestaltete Formen vertreten, von denen neuerdings Stein einen Theil unter dem Namen der arthrodelen Flagellaten abgebildet hat. Viele hierher gehörige Formen kommen namentlich im neritischen, weniger im oceanischen Plankton vor; und oft in solchen Massen, dass sie einen grossen Antheil an der Bildung der „Urnahrung" nehmen. Hensen weist mit Recht auf die grosse Bedeutung dieser Protisten hin, von deren Massen er durch Zählung eine Vorstellung zu geben sucht (9, p. 71). Viele derselben betheiligen sich auch in hervorragender Weise am Meerleuchten (*Ceratium*, *Prorocentrum* etc.). Murray fand im im offenen Ocean sehr oft Ketten von *Ceratium tripus* (jede aus acht Zellen zusammengesetzt), ohne Geisselbewegung im Plankton treibend, während die geisselnde Einzelzelle in ungeheuren Massen das neritische Plankton, nahe der Küste bewohnt. Bisweilen treten diese Schaaren von Peridineen, gleich den Diatomeen, so massenhaft auf, dass sie das Taunetz mit gelbem Schleim erfüllen, (6, p. 934).

IV. B. Metaphyten des Plankton.

Die einzige Classe der Metaphyten, welche im Plankton vertreten ist, sind die Algen. Von dieser formenreichen Klasse gehört aber die grosse Mehrzahl dem littoralen Benthos an; nur sehr wenige Formen haben sich der pelagischen Lebensweise angepasst, und von diesen sind nur zwei durch massenhafte Entwickelung von grösster Bedeutung für die oceanische Urnahrung: die tiefstehenden *Oscillatorien* und die hochentwickelten *Sargasseen*. Eine dritte Gruppe, die *Halosphaereen*, ist viel seltener und unbedeutender, aber in mehrfacher Beziehung von besonderem Interesse [1]).

I. **Halosphaereen.** Unter dem Namen *Halosphaera viridis* hat zuerst Schmitz (1879) eine neue Gattung grüner Algen aus dem Mittelmeer beschrieben, welche von Mitte Januar bis Mitte April im Plankton des Golfes von Neapel in grosser Menge treibend erscheint. Sie bildet schwimmende Hohlkugeln, von 0,55—0,62 mm Durchmesser, deren dünne Cellulose-Wand innen von einer einzigen Schicht chlorophyllhaltiger Zellen ausgekleidet ist, analog dem Blastoderm der Metazoen-Keime. Jeder dieser Epithel-Zellen zerfällt später in mehrere Tochterzellen, von denen jede vier kegelförmige, mit zwei Geisselzellen versehene Schwärmsporen liefert. Ich kenne diese grünen Kugeln seit 30 Jahren; im Februar 1860 fand ich sie zahlreich im Plankton von Messina. Eine zweite Art beobachtete ich im Februar 1867 auf der canarischen Insel Lanzarote. Diese atlantische Hohlkugel wird doppelt so gross und erreicht 1—1,2 mm Durchmesser; sie hat birnförmige Schwärmsporen; ich nenne sie *Halosphaera blastula*. In morphologischer Beziehung sind diese Hohlkugel-Algen von höchstem Interesse, da sie unmittelbar der Blastula (oder der *Blastosphaera*-Stufe des Metazoen-Keims) zu vergleichen sind. Wie

---

1) Die Oscillatorien dürfen als echte Algen betrachtet werden, da ihre charakteristischen „Gliederfäden" bereits einen wirklichen Thallus darstellen, und zwar einen fadenförmigen Thallus, wie bei den Conferven. Aus demselben Grunde dürfen wir aber auch die Volvocinen und Halosphaeren mit kugeligem Thallus als Algen ansehen. Sie sind also vielzellige Metaphyten, welche die einfachste Form des Gewebes zeigen (*Histones*, 30, p. 420). Die vorhergehenden Protophyten hingegen besitzen noch kein Gewebe, da der ganze Organismus nur eine einfache Zelle darstellt (*Protista*, 30, p. 453).

letztere als einfachster Typus des *Metazoon*, so kann *Halosphaera* (ähnlich *Volvox*) als das primitive Urbild des *Metaphyton* angesehen werden (4, p. 499). Hensen fand neuerdings zahlreiche lebende Exemplare von *Halosphaera viridis* in fünf Zügen aus 1000—2000 m Tiefe (10, p. 521); vielleicht genügt dort das Licht der bathybischen Leuchtthiere für ihre Assimilations-Thätigkeit.

II. **Oscillatorien.** In ähnlichen ungeheuren Massen, wie die oceanischen Diatomeen in den kalten Regionen des Oceans, treten die Oscillatorien (*Trichodesmium* und Verwandte) in den warmen Regionen auf. Sicher gehören die letzteren, ebenso wie die ersteren, zu den wichtigsten Quellen der „Urnahrung". Ehrenberg beobachtete schon 1823 solche Massen von *Trichodesmium erythraeum* im Rothen Meere bei Tur, dass das Wasser längs der Küste dadurch blutroth gefärbt wurde. Moebius hat dasselbe später genauer beschrieben und leitet davon (wohl mit Recht) den Namen des Rothen Meeres ab (26, p. 7). Ebenso grosse Mengen wie hier, fand ich selbst später auch im Indischen Ocean, bei den Malediven und bei Ceylon (25, p. 225). In der Sammlung von Rabbe sind mehrere Planktongläser (aus dem Indischen und Pacifischen Ocean) ganz damit gefüllt [1]). Der „Challenger" begegnete grossen Mengen von *Trichodesmium* in der Arafura-See und Celebes-See (6, p. 545, 607), aber auch im Guinea-Strom (6, p. 218) und zwischen St. Thomas und Bermuda (6, p. 136); weite Meeresstrecken waren dadurch dunkelroth oder gelblich-braun gefärbt. Murray fand sie immer nur in den oberflächlichen, nicht in den tieferen Schichten des Oceans.

III. **Sargasseen.** Die höheren Algen sind in der Plankton-Flora fast nur durch eine einzige Gruppe vertreten, die Sargasseen, und diese wieder gewöhnlich nur durch eine einzige Art, *Sargassum bacciferum*; diese besitzt aber die grösste Bedeutung, da sie bekanntlich fast allein die schwimmenden Sargasso-Bänke bildet, welche einen so ausgedehnten Theil des Oceans einnehmen. Neben dieser wichtigsten Art kommen übrigens stellenweise auch einige andere Fucoideen treibend im Ocean vor, insbesondere einige Arten von *Fucus* (*F. vesiculosus*, *F. nodosus* u. A.). Doch er-

1) In der Radiolarien-Collection (von 34 Präparaten, — darunter 13 Plankton-Präparate), welche vom Famulus Franz Pohle in Jena käuflich zu beziehen ist, enthält das Präparat Nr. 5, von Madagascar, viele Flocken dieser Oscillatorie. (Vergl. S. 293, Anm.)

scheinen dieselben niemals in solchen Massen, wie jener vielbesprochene „Beerentang“. Wie bekannt, besitzen die treibenden Sargasso-Bänke ihre eigene characteristische Thierwelt, die WYVILLE THOMSON anschaulich schildert und treffend als nomadische bezeichnet (14, II, p. 9, 339).

Diese merkwürdige Sargasso-Fauna trägt im Atlantischen und Pacifischen Ocean denselben Character, und besteht theils aus benthonischen Thieren, welche auf dem Sargasso ganz festsitzend oder kriechend leben, theils aus planktonischen Organismen, welche sich schwimmend zwischen den Tangen aufhalten; letztere sind mehr neritisch, als oceanisch. HENSEN hat neuerdings diese Fauna als auffallend arm beschrieben und konnte nur 10 Thier-Arten in derselben auffinden (9, p. 246). Der „Challenger“ hat auf demselben atlantischen Sargasso mehr als fünfmal so viel Arten, nämlich 55 gefunden (6, p. 136). Selbstverständlich können hier, wie bei anderen Plankton-Fragen, die auffallenden negativen Befunde von HENSEN keine Geltung beanspruchen gegenüber den positiven anderer Forscher.

IV. C. Protozoen des Plankton.

Die beiden grossen Hauptgruppen der einzelligen Thiere, Rhizopoden und Infusorien, sind im Ocean höchst ungleichmässig vertreten, in umgekehrten Verhältnissen als im Süsswasser. Die Infusorien (*Flagellaten* und *Ciliaten*), welche im Letzteren hauptsächlich die Protozoen-Fauna bilden, sind im Meere zwar auch durch eine grosse Zahl von Arten repräsentirt; aber die meisten gehören dem littoralen Benthos an, und nur wenige schwimmende Arten kommen in solcher Menge vor, dass sie im Plankton von Bedeutung sind: unter den Flagellaten die Noctiluciden, unter den Ciliaten die Tintinnoiden. Um so grösser ist der Reichthum des Oceans an Rhizopoden, kalkschaligen *Thalamophoren* und kieselschaligen *Radiolarien*. Ihre angehäuften Schalen-Massen bilden die bedeutendsten Sedimente des Oceans, während ihr einzelliger Weichkörper die wichtigste Nahrung für viele Plankton-Thiere darstellt.

Infusorien. Die Infusorien spielen bekanntlich im Leben des Oceans bei weitem nicht eine so grosse Rolle, wie in dem des süssen Wassers. Zwar kommen in der neritischen oder littoral-pelagischen Fauna eine grosse Zahl von Flagellaten und Ciliaten vor; aber sie machen sich weder durch Individuen-, noch durch

Formen-Reichthum besonders geltend; und in das offene Meer gehen nur wenige kleine Gruppen hinaus. Es scheint, dass diese zarten, grösstentheils unbeschaalten Protozoen den Gefahren, welche der wilde „Kampf um's Dasein" hier bietet, nicht gewachsen sind; hier treten die gepanzerten Rhizopoden an ihre Stelle. Dennoch treten zwei kleine und eigenthümliche Gruppen von Infusorien sehr häufig im Plankton auf, und stellenweise in solcher Menge, dass sie die Hauptmasse desselben bilden: die *Noctiluken* unter den Flagellaten, und die *Tintinnen* unter den Ciliaten. Beide Gruppen, und namentlich die Noctiluciden, gehören zum neritischen Plankton; im oceanischen kommen sie nur dann vor, wenn Küstenwasser zuströmt (6, p. 679, 750, 933).

Die gewöhnliche *Noctiluca miliaris* und einige verwandte Arten bedecken die Oberfläche des Küstenwassers bisweilen in solchen Massen, dass sie einem dicken röthlich-gelben Schleime gleicht, der oft einer „Tomaten-Suppe" verglichen wird und Nachts stark leuchtet. Die Tintinnoiden (*Tintinnus*, *Dictyocysta*, *Codonella*) erscheinen weniger massenhaft, aber doch oft in grosser Zahl. Einige Formen dieser zierlichen Ciliaten sind oceanisch.

Thalamophoren (= Foraminiferen). Die formenreiche Classe der Thalamophoren (sehr unpassend noch oft als Foraminiferen bezeichnet) galt früher allgemein für benthonisch. Erst neuere Beobachtungen lehrten, dass ein Theil derselben planktonisch ist; und erst durch die umfassenden Beobachtungs-Reihen des „Challenger" wurde das massenhafte Vorkommen dieser „pelagischen Foraminiferen" und ihre hohe Bedeutung für die Bildung eines der wichtigsten Sedimente, des Globigerinen-Schlammes festgestellt. Alle diese Thalamophoren des Plankton gehören zu den eigentlichen perforaten Polythalamien, zur Familie der Globigeriniden; nur Orbulina (falls sie selbständig ist) zu den Monothalamien. Die Zahl ihrer Genera (8—10) und der Species (20—25) ist verhältnissmässig gering; aber die Zahl der Individuen unglaublich gross. Die bei weitem wichtigsten und massenhaftesten gehören zu den Gattungen *Globigerina*, *Orbulina* und *Pulvinulina*, demnächst *Sphaeroidina* und *Pullenia*; sie kommen fast überall im offenen Ocean in ungeheuren Schaaren vor. J. Murray konnte oft dichte Massen davon mit dem Glase vom Boot aus schöpfen, und niemals mit dem Taunetz bis zu 200 Faden hinab fischen, ohne einige zu erhalten (5, p. 534). Einige Formen (*Hastigerina* und *Cymbalo-*

pora) zeigen mehr locale Anhäufung, während andere überhaupt selten sind (*Chilostomella*, *Candeina*). In der äquatorialen Gegenströmung des westlichen Pacifik (zwischen dem Aequator und den Carolinen-Inseln) begegnete der Challenger „grossen Bänken von pelagischen Foraminiferen; an einem Tage wurden ungeheure Mengen von *Pulvinulina* im Netze gefangen; am folgenden Tage fehlte diese ganz, und *Pullenia* war äusserst häufig" (!) (6, p. 738). Diese wichtigen Beobachtungen von MURRAY kann ich nach meinen eigenen Wahrnehmungen im Atlantischen und Indischen Ocean bestätigen [1]). (Vergl. 8, p. 166, 188.)

Radiolarien. Keine Classe von Organismen ist uns so lange unbekannt geblieben, und ist durch die überraschenden Entdeckungen der letzten Decennien plötzlich in ein so helles Licht gestellt worden, wie die der Radiolarien (vergl. 4, § 251—260). Vor einem halben Jahrhundert wussten wir von diesen wunderbaren Rhizopoden fast noch Nichts; heute erscheinen sie als eine der wichtigsten Plankton-Classen [2]). Diese formenreichsten von allen einzelligen Organismen bilden eine rein oceanische Classe, und leben schwimmend in allen Meeren, vorzugsweise jedoch in den wärmeren.

---

1) Die wichtigen Beziehungen dieser pelagischen Polythalamien zur übrigen Fauna des Plankton einerseits, sowie ihre Bedeutung für die Bildung des „Globigerina-Ooze" anderseits, sind von MURRAY ausführlich erörtert worden (6, S. 919). Ich stimme ihm vollkommen in der Ansicht bei, dass diese oceanischen Globigeriniden echte pelagische Rhizopoden sind, welche theils nur an der Oberfläche oder in geringer Tiefe (autopelagisch), theils in verschiedenen Tiefen-Zonen schwebend vorkommen (zonarisch); sie sind aber nicht benthonisch. Die ungeheuren Sedimente des Globigerinen-Schlammes rühren von den herabgesunkenen Kalkschalen der abgestorbenen pelagischen Thiere her. Hingegen gehören die benthonischen Thalamophoren, welche theils abyssal, auf dem Grunde der Tiefsee, theils littoral, zwischen den Tangwäldern der Küsten kriechend leben, anderen Arten und Gattungen an; sie entwickeln eine viel grössere Formen-Mannichfaltigkeit. Die neritischen Thalamophoren, welche schwimmend in den Küsten-Gewässern vorkommen, sind zum Theil wieder durch besondere Formen characterisirt.

2) Nachdem EHRENBERG 1847 die fossilen Kieselschalen von einigen Hundert Arten aus Barbados beschrieben hatte, erhielten wir 1858 die erste Darstellung ihrer Organisation durch JOHANNES MÜLLER; in dem letzten Werk, mit dem dieser grosse Meister seine ruhmreiche Laufbahn schloss, beschrieb er 50 Arten, die er lebend im Mittelmeer beobachtet hatte (2). Als ich im Anschluss daran einen Winter-Aufenthalt in Messina ihrer weiteren Erforschung widmete, konnte ich

Zahlreiche Arten kommen auch an den Küsten vor; doch sind diese von denen des offenen Meeres nicht verschieden; sie constituiren keine besondere neritische Fauna. Ungeheure Schaaren von Radiolorien kommen ebenso wohl an der Oberfläche des Oceans, als in verschiedenen Tiefen vor. Schon JOHANNES MÜLLER bemerkt: „Es handelt sich um ein grosses Phänomen, dass Acanthometren täglich bei ruhiger See und unabhängig von Stürmen zu Tausenden gefischt werden, dass von manchen Polycystinen-Arten während des letzten Aufenthalts am Meere Hunderte von Individuen gesehen sind“ (2, p. 25). Ich selbst habe die Naturgeschichte der Radiolarien auf Hunderten von Barkenfahrten, an den verschiedenen Küsten, die ich seit 1856 besuchte, eingehend zu erforschen gesucht. Das bei weitem reichste Beobachtungs-Material lieferten mir jedoch die unvergleichlichen Sammlungen des „Challenger“. Die daraus gewonnenen Resultate sind im Report 1887 mitgetheilt. Mit besonderer Beziehung auf die hier zu erörternden Verhältnisse des Plankton hebe ich folgende Sätze hervor: 1) Radiolarien kommen massenhaft in allen Meeren vor, welche mittleren Salzgehalt besitzen, und welche nicht (wie die Ostsee) starken Zufluss von süssem Wasser erhalten. 2) In den kälteren Meeren finden sich nur wenige Arten (hauptsächlich Acantharien), aber ungeheure Massen von Individuen; nach dem Aequator hin nimmt die Formen-Mannichfaltigkeit stetig zu. (Horizontale Verbreitung, vergl. 4, § 226—231.) 3) Die Hauptgruppen der Radiolarien sind in den fünf Bathyzonen oder Tiefengürteln des offenen Oceans ungleichmässig vertheilt: die Subclasse der Porulosen (die beiden Legionen der *Spumellarien* und *Acantharien*) bewohnen vorzugsweise die beiden oberen Gürtel; hingegen die Subclasse der

---

1862 in der daraus hervorgehenden Monographie 144 neue Arten, im Ganzen 113 Genera und 15 Familien unterscheiden (3). Aber diese reiche „Radiolarien-Fauna von Messina“ gab noch keine Vorstellung von den ungeheuren Massen dieser zierlichen Geschöpfe, welche den offenen Ocean bevölkern, und deren mannichfach gestaltete Kieselschalen, nach dem Tode zu Boden sinkend, das wunderbare Sediment des „Radiolarian-Ooze“ bilden. Diese wurden erst 13 Jahre später durch den Challenger entdeckt. Die Untersuchung der fabelhaften Radiolarien-Schätze, welche diese Expedition (hauptsächlich aus dem Pacifischen Ocean) heimbrachte, hatzur Unterscheidung von 20 Ordnungen, 85 Familien, 739 Genera und 4318 Species geführt (4, § 256). Weitere Untersuchungen des Radiolarien-Schlammes der Tiefsee werden noch zahlreiche neue Formen aus dieser unerschöpflich reichen Fundgrube zu Tage fördern.

Osculosen (*Nassellarien* und *Phaeodarien*) mehr die drei unteren Gürtel. (Verticale Verbreitung, 4, § 232—239.) Die Abhängigkeit ihres Auftretens von den verschiedenen Lebens-Bedingungen hat Brandt untersucht (24, p. 102).

IV. D. Coelenteraten des Plankton.

Die Stamm-Gruppe der Coelenteraten besitzt für die Naturgeschichte des Plankton hervorragende Bedeutung und vielseitiges Interesse; jedoch gilt dies in sehr verschiedenem Maasse für die verschiedenen Hauptgruppen dieses formenreichen Kreises (vergl. 30, p. 522). Die grosse Hauptklasse der Spongien, welche ausschliesslich dem Benthos angehört, hat sich niemals an pelagische Lebensweise angepasst. Auch das Phylum der Platoden braucht hier nicht weiter berücksichtigt zu werden. Wir kennen allerdings eine geringe Anzahl von pelagischen Turbellarien und Trematoden; Arnold Lang führt in seiner Monographie der Seeplanarien oder Polycladen (1884, p. 629) als „rein pelagisch" oder oceanisch 8 Arten und 4 Gattungen auf (*Planocera*, *Stylochus*, *Leptoplana*, *Planaria*); parasitische Trematoden (*Monostoma*, *Distoma* u. A.) finden sich nicht selten als „pelagische Schmarotzer" in Medusen, Siphonophoren und Ctenophoren. Allein sowohl diese Trematoden als jene Turbellarien finden sich doch meistens nur vereinzelt vor, sie treten niemals in jenen Massen auf, welche für die Mehrzahl der Plankton-Thiere characteristisch sind. Um so wichtiger ist für uns der dritte Stamm der Coelenteraten, die vielgestaltige Hauptgruppe der Nesselthiere oder Cnidarien (30, p. 524).

Cnidarien. Mit Bezug auf die Lebensweise und die dadurch bestimmte Gestalt kann man die ganze Gruppe der Cnidarien in zwei grosse Hauptabtheilungen zerlegen, welche der älteren Systematik seit Cuvier zu Grunde lagen: Polypen und Acalephen. Die Polypen (im Sinne der älteren Zoologen) umfassen alle Nesselthiere, welche auf dem Boden des Meeres festsitzen, Hydropolypen sowohl als Scyphopolypen (Anthozoen); sie gehören fast ausschliesslich dem Benthos an; nur einzelne Formen haben sich der pelagischen Lebensweise angepasst (Minyaden, *Arachnactis*, Larven von Actinien, Cereanthiden und einigen anderen Korallen). Die zweite Hauptabtheilung der Nesselthiere, die Acalephen, umfassen im Sinne ihres ersten Bearbeiters, Eschscholtz (1829), die drei Classen der Medusen, Siphonophoren und Ctenophoren; sämmtlich schwimmende Seethiere, welche durch ihren Formen-

reichthum, ihre allgemeine Verbreitung im Ocean und ihr massenhaftes Auftreten eine hervorragende Wichtigkeit für die Plankton-Studien besitzen. Da die oben erwähnten pelagischen Polypen (Minyaden u. s. w.) im Ganzen selten sind, und niemals in grossen Massen erscheinen, brauchen wir sie hier nicht weiter zu berücksichtigen; um so wichtiger sind die Acalephen, welche der Plankton-Forschung eine Fülle von interessanten Problemen darbieten. Gewöhnlich werden alle diese Thiere schlechtweg als „pelagische" bezeichnet. Eine genauere Betrachtung lehrt uns jedoch, dass sie dies in sehr verschiedenem Sinne sind, und dass die Unterscheidung, welche wir oben in Bezug auf chorologische Begriffe vorgeschlagen haben, hier ihre volle Anwendung findet. Wir wollen in dieser Hinsicht zunächst die Medusen, dann die Siphonophoren und Ctenophoren betrachten.

Medusen. Das besondere Interesse, welches ich seit dem Jahre 1854, seit meiner ersten Bekanntschaft mit lebenden Medusen, für diese wundervolle Thierclasse gehegt und auf meinen zahlreichen pelagischen Fahrten ausgebildet habe, führte mich zur Ausarbeitung ihrer Monographie (1879); zugleich erwarb ich dadurch eine Anzahl von bestimmten chorologischen und öcologischen Anschauungen, welche auf den weiteren Verlauf meiner Plankton-Studien von bleibendem Einfluss waren. Dabei wurde namentlich bestimmend die Erkenntniss, dass die ganze Abtheilung der Medusen polyphyletisch ist, und dass sich einerseits die Craspedoten (oder Hydromedusen) ebenso selbständig aus Hydropolypen entwickelt haben, wie andererseits die Acraspeden (oder Scyphomedusen) aus Scyphopolypen. In beiden analogen Fällen hat die Anpassung an die pelagische, frei schwimmende Lebensweise dazu geführt, aus einem niederen, festsitzenden Benthos-Thier von sehr einfacher Organisation ein viel höheres Plankton-Metazoon mit differenzirten Geweben und Organen hervorzubilden; eine Erkenntniss, welche für unsere allgemeinen Anschauungen von der Phylogenie der Gewebe eine hohe Bedeutung erlangt hat.

Mit Bezug auf die Ontogenese oder die individuelle Entwicklungsgeschichte der Medusen habe ich in jener Monographie allgemein zwei Hauptformen unterschieden, Metagenese und Hypogenese. Von diesen betrachte ich die Metagenese, den Generationswechsel mit Polypen, als die primäre oder palingenetische Form; hingegen die Hypogenese, die „directe Entwicklung" ohne Generationswechsel, als die secundäre, abgekürzte oder ceno-

genetische Form. Diese Unterscheidnng ist auch für die Chorologie insofern sehr wichtig, als die oceanischen Medusen vorwiegend Hypogenese, die neritischen hingegen Metagenese besitzen. Zu den oceanischen Medusen rechne ich (im Grossen und Ganzen) unter den Craspedoten die Trachylinen (Trachymedusen und Narcomedusen), zu den neritischen die Leptolinen (Anthomedusen und Leptomedusen; vergl. **29**, p. 233). Während die ersteren jede Beziehung zu den benthonischen Polypen verloren haben, hat sich dieselbe bei den letzteren durch Vererbung erhalten. Dasselbe scheint auch für die Mehrzahl der Acraspeden zu gelten, namentlich der Discomedusen; unter diesen giebt es nur wenige oceanische Gattungen mit Hypogenese, z. B. *Pelagia*. Die Entwickelung der kleineren, aber sehr wichtigen Acraspeden-Ordnungen, welche ich als Stauromedusen, Peromedusen und Cubomedusen unterschieden habe, ist leider noch fast ganz unbekannt; die ersteren dürften neritisch und metagenetisch sein, die beiden letzteren hingegen oceanisch und hypogenetisch. Dass die Mehrzahl der grossen Discomedusen neritisch und nicht oceanisch ist, ergiebt sich schon aus ihrer beschränkten localen Verbreitung.

Während noch vor zehn Jahren die Medusen fast allgemein für rein pelagische Thiere galten, hat sich jetzt herausgestellt, dass ein gewisser (vielleicht bedeutender) Theil derselben zonarisch oder bathybisch ist. Unter den 18 Tiefsee-Medusen, welche ich im XII. Theil des Challenger-Report (1881) beschrieben habe, sind allerdings mehrere Formen, die auch an der Oberfläche vorkommen, und einige, die vielleicht zufällig beim Heraufziehen in das Tau-netz gelangt sind. Andere aber sind sicher echte Tiefsee-Bewohner, so die Pectylliden unter den Craspedoten, die Periphylliden und Atolliden unter den Acraspeden. Einige Medusen haben die schwimmende Lebensweise theilweise oder ganz aufgegeben, so z. B. *Polyclonia*, *Cephea* und andere Rhizostomen, welche mit dem Rücken auf den Meeresboden liegen, den vielmündigen Tentakelbusch nach oben gerichtet. Die Lucernariden sind ganz zum Benthos übergegangen. Viele Medusen sind spanipelagisch, steigen nur in einzelnen Monaten (behufs Fortpflanzung?) an die Oberfläche und bringen den grössten Theil des Jahres in der Tiefe zu, so im Mittelmeere die schöne *Cotylorrhiza tuberculata*, *Charybdea marsupialis*, *Tima flavilabris* und *Olindias Mülleri*; diese bathybischen Formen werden gelegentlich massenweis mit den Grundnetzen heraufgebracht (**19**, p. 122); manche klammern sich mit den Tentakeln an Algen und andere Objecte an (**20**, p. 341).

Die ungeheuren Schwärme, in denen die Medusen zeitweise auftreten, in Millionen von Personen dicht zusammengedrängt, sind allen seefahrenden Naturforschern bekannt; so in den arktischen Gewässern *Codonium princeps*, *Hippocrene superciliaris*, in der Nordsee *Tiara pileata, Aglantha digitalis*, im Mittelmeer *Liriantha mucronata*, *Rhopalonema velatum*, in den Tropen *Cytaeis nigritina*, im antarktischen Ocean *Hippocrene mocloviana* u. A. Hensen (9, p. 65) begegnete in der Nordsee einem Schwarme von *Aglantha*, dessen Personen-Zahl er auf 23,5 Billionen berechnete. Die Ausdehnung dieser Schaaren war so gross, dass „der Gedanke, zufällig in einen Schwarm dieser Thiere hineingerathen zu sein, aufgegeben werden musste". In solchen Fällen erscheint das ganze Meer ein paar Tage — oder selbst Wochen — hindurch voll von Medusen, und dann wieder können Wochen — oder selbst Monate — vergehen, ehe man einem Individuum begegnet. Die Ungleichmässigkeit der Erscheinung, das „Launenhafte dieser reizenden Schönen" — oder mit anderen Worten die Abhängigkeit von vielen verschiedenen, uns grossentheils unbekannten Ursachen — tritt uns in dieser interessanten Thiergruppe besonders auffallend entgegen, wesshalb ich hier, auf Grund vielfacher eigener Erfahrungen, besonders darauf aufmerksam machen wollte.

Siphonophoren. Dasselbe, was ich eben von der ungleichmässigen Verbreitung der Medusen bemerkte, gilt auch von ihren wundervollen Descendenten, der rein oceanischen Classe der Siphonophoren. Auch diese höchst interessante Thierclasse galt noch vor wenigen Jahren für rein pelagisch; auch von ihr hat sich jetzt herausgestellt, dass sie zum grossen Theil bathypelagisch, zum Theil selbst zonarisch und bathybisch ist. Die neue und ganz eigenthümliche Gruppe der Auronecten (*Stephaliden* und *Rhodaliden*), vom Challenger in Tiefen von 200—600 Faden gefischt, ist in meinem „Report on the Siphonophora of H. M. S. Challenger" beschrieben (1888, p. 296). Die *Bathyphysa* von Studer und einige von der „Gazelle" gefischte Rhizophysiden (*Aurophysa*, *Linophysa*) wurden aus 600—1600 Faden Tiefe gehoben (l. c.). Dass aber solche Tiefsee-Siphonophoren (wahrscheinlich meistens Rhizophysiden) in grossen Massen den Ocean bewohnen, wurde erst von Chierchia nachgewiesen (8, p. 84—86). Schon bei zahlreichen Lothungen, welche der „Vettor Pisani" im Atlantischen und Pacifischen Ocean unternommen hatte, fand sich das Tau des gehobenen Tiefsee-Lothes von den abgerissenen Fangfäden grosser

Siphonophoren umschlungen. Mittelst des neuen, von PALUMBO erfundenen Schliessnetzes, gelang es ihm, auch die ganzen Thiere aus bestimmten Tiefen emporzuholen. Aus diesen Erfahrungen schliesst *Chierchia*, „dass gewisse characteristische Arten von Siphonophoren in grosser Menge in bedeutenden Tiefen leben, von 1000 Meter oberhalb des Grundes an aufwärts, die stärksten und resistentesten in der Tiefe, die schwächeren höher oben“ (8, p. 86). Andere Siphonophoren, die zu den häufigsten Formen der Oberfläche gehören, gehen zugleich in bedeutende Tiefen hinab, so Diphyes Sieboldii (15, p. 12). Von *Hippopodius luteus*, der im Winter und Frühjahr sehr häufig ist, im Sommer ganz verschwindet, leben nach CHUN die Larven in grösseren Tiefen, bis 1200 Meter (15, p. 14). Andere Formen sind spanipelagisch und kommen nur auf kurze Zeit, ein paar Wochen jährlich an die Oberfläche, so viele Physonecten. Aus diesen und anderen Gründen ist die Theilnahme der Siphonophoren an der Zusammensetzung des Plankton, ebenso wie diejenige ihrer Stammeltern, der Hydromedusen, äusserst ungleichmässig, und ihr Erscheinen an der Meeresoberfläche ist dem auffallendsten Wechsel unterworfen.

Ctenophoren. Auch diese Cnidarien-Classe ist, gleich der vorhergehenden, rein oceanisch, nicht neritisch. Auch sie zeigt dieselben auffallenden Erscheinungen der pelagischen Verbreitung, wie die Siphonophoren und Medusen: massenhaftes Auftreten in grossen Schwärmen, plötzliches Verschwinden für lange Zeit, unberechenbare Ungleichmässigkeit in der Theilnahme an der Plankton-Bildung. Die Tabellen, welche SCHMIDTLEIN auf Grund dreijähriger Beobachtungen über ihr periodisches Erscheinen im Golfe von Neapel gegeben hat, sind für alle drei Classen der planktonischen Cnidarien sehr instructiv (19, p. 120). Auch die Ctenophoren galten bis vor Kurzem für autopelagische Thiere; auch von ihnen hat sich jetzt herausgestellt, dass sie massenweis in verschiedene, zum Theil bedeutende Tiefen hinabgehen. CHUN hat in seiner Monographie der Ctenophoren von Neapel (1880, p. 236 bis 238) gezeigt, dass auch diese zartesten aller pelagischen Thiere ebenso bedeutende verticale als horizontale Wanderungen unternehmen. Viele Ctenophoren, welche im Frühjahr als Larven an der Oberfläche sich finden, steigen später hinab, bringen den Sommer in der kühleren Tiefe zu, und steigen erst im Herbst wieder als ausgebildete Thiere in Massen zur Oberfläche. Die Ungleichmässigkeit ihres Erscheinens betont auch GRAEFFE (20, p. 361).

IV. E. Helminthen des Plankton.

Der Stamm der Helminthen oder „Wurmthiere“ (das Leidenskreuz der systematischen Zoologie!) gewinnt an natürlicher Einheit und an logischer Definirbarkeit sehr bedeutend, wenn man die Platoden und Anneliden daraus entfernt; erstere zu den Coelenteraten, letztere zu den Articulaten stellt. Ich habe die Berechtigung dieser Abgrenzung, und zugleich die Gründe, wesshalb die Wurmthiere als die gemeinsame Stammgruppe der höheren Thierstämme anzusehen sind, bereits in der Gastraea-Theorie (1873) und mehrfach bei späteren Gelegenheiten erörtert, zuletzt in der VIII. Aufl. meiner „Natürl. Schöpfungsgeschichte“ (1889, p. 540). Es bleiben dann als Helminthen im engeren Sinne vier Hauptclassen übrig mit ungefähr zwölf Classen, nämlich: 1. die Rotatorien (Trochosphaeren, Ichthydinen, Rotiferen); 2. die Strongylarien (Nematoden, Acanthocephalen, Chaetognathen); 3. die Rhynchocoelen (Nemertinen, Enteropneusten); 4. die Prosopygien (Bryozoen, Brachiopoden, Phoroneen, Sipunculeen). Von vielen dieser Wurmthiere haben sich die Larven der pelagischen Lebensweise angepasst; doch sind sie meistens zu klein und kommen zu vereinzelt im Plankton vor, um für dessen Zusammensetzung von besonderer Bedeutung zu sein.

Chaetognathen. Nur eine einzige Classe von Helminthen spielt im ausgebildetem Zustande eine selbstständige und sogar eine hervorragende Rolle im Plankton, die kleine und eigenthümliche Classe der Pfeilwürmer oder Chaetognathen (*Sagitta*, *Spadella* etc.). Dieselben gehören nebst den Copepoden, Salpen, Pteropoden und Radiolarien zu den wesentlichsten, fast allgemein verbreiteten und fast niemals fehlenden Bestandtheilen des Plankton. Ueber die ungeheuren Zahlen in denen sie auftreten, hat Hensen Berechnungen angestellt (9, p. 59). Er rechnet sie zu dem „perennirenden Plankton“, findet jedoch selbst „durchaus nicht die Gleichmässigkeit, die man erwarten möchte“; er ist überrascht über die „höchst auffallenden Schwankungen“ ihrer Mengen und findet diese sehr ungleiche Vertheilung räthselhaft (9, p. 60). Chun hat neuerdings gezeigt, dass die Sagitten-Schaaren nicht nur die Meeres-Oberfläche bevölkern, sondern auch „gemeinsam mit den Radiolarien, Tomopteriden, Diphyiden und Crustaceen die häufigsten und constantesten Bewohner der grösseren Tiefen bilden. In zahllosen Mengen gerathen sie sowohl in das offene,

wie in das Schliessnetz, von 100 Meter an bis zu 1300 Meter“ (15, p. 17). Es scheint, dass die Sagitten — sämmtlich rein oceanisch — sowohl durch pelagische, als durch zonarische und bathybische Arten vertreten sind (6, p. 903).

IV. F. Mollusken des Plankton.

Der Stamm der Mollusken spielt im Plankton eine sehr bedeutende Rolle. Obgleich die grosse Mehrzahl der Gattungen und Arten dem Benthos angehört, sind doch die wenigen Familien, welche sich der pelagischen Lebensweise angepasst haben, von hervorragender Bedeutung, namentlich durch die grossen Schwärme, in denen sie massenhaft auftreten. Die drei Hauptclassen, welche wir in diesem Stamm unterscheiden (30, p. 546), verhalten sich sehr verschieden. Die Acephalen, sämmtlich benthonisch, können nur als schwimmende Larven an der Zusammensetzung des Plankton Theil nehmen, ebenso wie die schwärmenden Larven vieler meroplanktonischen Gastropoden. Von diesen haben sich nur sehr wenige Gattungen der pelagischen Lebensweise völlig angepasst, so *Ianthina* unter den Prosobranchiern, *Glaucus* und *Phyllirrhoë* unter den Opisthobranchiern.

Pteropoden und Heteropoden. Diese beiden Schnecken-Gruppen sind holoplanktonische, meistens nyctipelagische Thiere, die vorzugsweise während der Nacht in ungeheuren Massen an die Meeresoberfläche kommen (14, p. 121—125). Chun hat neuerdings gefunden, dass viele von ihnen in beträchtliche Tiefen hinabsteigen (15, p. 36). Einzelne Arten von Pteropoden (z. B. *Spirialis*) scheinen der zonarischen und bathybischen Fauna anzugehören. Von geringerer Bedeutung sind im Ganzen die Heteropoden; sie treten seltener und nur in gewissen Theilen der wärmeren Meere, in grossen Schwärmen auf. Die Pteropoden hingegen sind den ersteren nicht allein durch viel grössere Mannichfaltigkeit der Genera und Species überlegen, sondern namentlich durch ihre massenhafte Entwickelung in allen Theilen des Oceans. *Clio* und *Limacina* treten bekanntlich im arktischen und antarktischen Ocean in so ungeheuren Schaaren auf, dass sie die Hauptnahrung der Walfische bilden. Aber auch die Schaaren von *Creseis*, *Hyalea* u. A., welche in den Meeren der wärmeren und gemässigten Zone erscheinen, sind so bedeutend, dass diese flatternden „Seeschmetterlinge (Farfalle di mare“) offenbar eine höchst wichtige Rolle im „Stoffwechsel des Meeres“ spielen. Wie ungleichmässig aber auch

hier die Verbreitung und Erscheinung ist, zeigt der Umstand, dass Hensen während seiner Plankton-Expedition durch die Nordsee (Juli und August 1887) Pteropoden fast ganz vermisste (9, p. 59; 10, p. 116). Hingegen fanden wir an der Nordwest-Küste von Schottland, als ich im August 1879 mit J. Murray bei Scourie fischte, so ungeheure Massen von *Limacina* (Vormittags bei stillem Wetter), dass diese Pteropoden sicher mehr als $^{9}/_{10}$ des ganzen Plankton ausmachten, und wir mit einem Eimer-Zuge viele Tausende schöpfen konnten. Die Masse des Schwarmes hatte dieselbe Dichtigkeit bis unter 2 m Tiefe und in einer horizontalen Ausdehnung von mehr als einem Quadratkilometer.

Cephalopoden. Obgleich sämmtlich schwimmende Seethiere, fallen diese höchst entwickelten Mollusken zum grössten Theil nicht unter den Begriff des Plankton, wenn man denselben mit Hensen auf die „willenlos im Meere treibenden Thiere" beschränkt (9, p. 1). Sie müssen dann, gleich den Fischen, zum „Nekton" gerechnet werden; natürlich hängt es dann aber im einzelnen Falle ganz von der Stärke der Meeresströmung ab, ob man die kleinen Cephalopoden zum ersteren oder letzteren rechnen soll. Auf jeden Fall ist diese höchst entwickelte Mollusken-Classe für die Physiologie des Plankton, die Frage vom „Stoffwechsel des Meeres" von der höchsten Bedeutung; denn einerseits vertilgen sie täglich ungeheure Massen von Crustaceen, Pteropoden, Sagitten, Medusen und anderen Plankton-Thieren; andererseits liefern sie selbst die wichtigste Nahrung für viele Fische und Cetaceen. Aus den neueren Untersuchungen geht hervor, dass die Cephalopoden theils pelagisch, theils zonarisch oder bathybisch sind (*Spirula*, *Nautilus* etc.). Characteristische kleine, durchsichtige Decolenen (*Loligopsiden*) sind theils als pelagische, theils als bathybische Arten erkannt worden (15, p. 36). Aehnliches gilt auch von einigen Octolenen (*Philonexiden*). Jugendformen von Cephalopoden werden schwimmend im Plankton sowohl der Oberfläche als der Tiefen gefischt.

IV. 6. Echinodermen des Plankton.

Die Sternthiere zeigen, wie in vielen anderen morphologischen und physiologischen Beziehungen, so auch in ihrer Bedeutung für das Plankton höchst eigenthümliche und abweichende Verhältnisse. Obgleich alle Echinodermen ohne Ausnahme reine Seethiere sind, und keine einzige Form dieses grossen Stammes das Süsswasser bewohnt, hat sich dennoch keine einzige Art dem Plankton-Leben

völlig angepasst. Kein einziges Echinoderm kann im erwachsenen und geschlechtsreifen Zustande als pelagisch bezeichnet werden. Die wenigen Formen, welche zeitweise etwas umherschwimmen (Comatuliden), gehören zur neritischen Fauna und treiben nicht in den Ocean hinaus; auch treten sie in so geringer Menge auf, dass sie für das Plankton ohne Bedeutung sind.

Um so wichtiger sind für uns die freischwimmenden Echinodermen-Larven, welche im neritischen Plankton häufig eine grosse Rolle spielen. Dieselben sind zugleich classische Objecte für die Geschichte der Plankton-Forschung; denn bei ihrer Aufsuchung wendete ihr Entdecker, JOHANNES MÜLLER, vor 45 Jahren zuerst die Methode der „pelagischen Fischerei mit dem feinen Netze" an, welche bald zu so überraschenden und glänzenden Ergebnissen führte. Die Verbreitung und Zahl der Sternthier-Larven ist natürlich zunächst abhängig von derjenigen ihrer benthonischen Eltern; ausserdem aber auch von anderen theils chorologischen, theils öcologischen Ursachen. Nach Sir WYVILLE THOMSON (14, II, p. 217—245; 6, p. 379) ist die merkwürdige, von MÜLLER entdeckte und meisterhaft geschilderte Metamorphose die Regel nur bei den littoralen Formen, hauptsächlich in der gemässigten und warmen Zone; hingegen ist sie eine Ausnahme bei den meisten, direct sich entwickelnden Sternthieren der Tiefsee und der kalten Zone, sowohl in dem arktischen, als auch besonders im antarktischen Ocean. Daher treten grosse Schaaren von pelagischen Larven derselben gewöhnlich nur im neritischen Plankton der gemässigten und warmen Zone auf, nicht im offenen Ocean. In die Tiefe (unter 100 m) scheinen sie selten zu gehen (15, p. 17). Ausserdem ist ihr Auftreten natürlich an die Jahreszeit ihrer Entwickelung, oft nur an wenige Monate gebunden (9, p. 62). Die Verschiedenheit der Zusammensetzung des „periodischen Plankton" ist gerade hier sehr auffallend.

IV. H. Articulaten des Plankton.

Von den drei Hauptclassen, welche wir im Stamme der Gliederthiere unterscheiden (30, p. 570), nehmen zwei an der Zusammensetzung des Plankton fast gar keinen Antheil, die Anneliden und Tracheaten; beide sind nur durch wenige pelagische Gattungen vertreten, und diese haben eine beschränkte Verbreitung. Um so grösser ist die Bedeutung der dritten Hauptclasse, der Crustaceen. Es ist die einzige Thierclasse, welche im Auf-

triebe des Tiefnetzes niemals (oder doch nur ganz ausnahmsweise) fehlt, und welche gewöhnlich so massenhaft erscheint, dass ihre dominirende Stellung in der Thierwelt des Meeres auf den ersten Blick klar wird. Das gilt ebenso vom oceanischen wie vom neritischen Plankton, ebenso vom littoralen wie vom abyssalen Benthos.

Anneliden. Die grosse Masse dieses formenreichen Stammes gehört dem Benthos an und ist ebenso in der abyssalen wie in der littoralen Fauna durch zahlreiche kriechende und festsitzende Arten vertreten. Nur sehr wenige Ringelthiere haben sich der pelagischen Lebensweise angepasst und haben die charakteristische hyaline Beschaffenheit der oceanischen Glasthiere angenommen, die schwimmenden Tomopteriden und Alciopiden. Beide Familien sind im Plankton nur durch wenige Gattungen und Arten vertreten, und in der Regel ist auch ihre Individuen-Menge nicht sehr beträchtlich. Chun hat neuerdings mittelst des Schliessnetzes nachgewiesen, dass beide Formen, *Tomopteris* sowohl als *Alciope*, in den tieferen Schichten, von 500—1300 m, durch eigenthümliche zonarische und bathybische Arten vertreten sind, welche sich von den pelagischen Arten der Oberfläche durch characteristische Merkmale unterscheiden. „Der Reichthum an solchen Alciopiden (und Tomopteriden) in allen Tiefen von 100 m an ist geradezu überraschend, und es gewährt einen fesselnden Anblick, wenn die prächtigen durchsichtigen Würmer oft zu Dutzenden lebhaft schlängelnd in den Gefässen sich durch das Gewimmel der sonstigen Formen drängen“ (15, p. 24).

Crustaceen. Durch ihre allgemeine öcologische Bedeutung, durch die universale Verbreitung über alle Theile des Oceans und vor Allem durch die unglaubliche Fruchtbarkeit und die dadurch bedingte Massenhaftigkeit ihres Auftretens, übertreffen die Crustaceen alle anderen Thierclassen; in der Physiologie des Plankton gebührt ihnen der erste Rang im Thierreich, ebenso wie den Diatomeen im Pflanzenreich. Im Ganzen genommen haben sie für das organische Leben des Oceans dieselbe beherrschende Wichtigkeit, wie die Insecten für die Fauna und Flora des Festlandes. In ähnlicher Weise wie der verwickelte „Kampf um's Dasein“ auf letzterem eine Masse von merkwürdigen öcologischen Beziehungen und dadurch bedingten morphologischen Differenzirungen innerhalb der Insecten-Classe hervorgerufen hat, ist er im Ocean innerhalb der Crustaceen-Classe thätig gewesen. Indessen sind die zahlreichen Ordnungen und Familien dieser formenreichen Classe

in sehr verschiedenem Maasse an der Zusammensetzung des Plankton betheiligt. Alle anderen Ordnungen übertrifft bei Weitem die Ordnung der Copepoden; demnächst folgen die Ostracoden und Schizopoden, darauf die Phyllopoden, Amphipoden und Decapoden. Die übrigen Ordnungen der Krustenthiere sind an der Zusammensetzung des Plankton in weit geringerem Maasse, zum Theil nur sehr wenig betheiligt. Doch ist hinzuzufügen, dass Larven aus allen Ordnungen in grosser Zahl darin auftreten können. So erscheinen z. B. die pelagischen Larven von festsitzenden benthonischen Cirripedien oft so massenweis im neritischen Plankton, dass sie $^4/_5$—$^9/_{10}$ oder noch mehr von der ganzen Masse desselben zusammensetzen.

Die Chorologie der Crustaceen bietet der Plankton-Forschung eines der wichtigsten und interessantesten Arbeitsfelder, dessen Bearbeitung kaum noch begonnen hat; das gilt ebenso von der Geographie wie von der Topographie der oceanischen und neritischen Krustenthiere, ebenso von ihrer horizontalen wie ihrer verticalen Verbreitung, ebenso von ihren Beziehungen zu den benthonischen Crustaceen, wie zu der marinen Fauna und Flora im Allgemeinen. Als ein sehr wichtiges Ergebniss der neueren Entdeckungen, in erster Linie wieder des Challenger, muss hier noch besonders hervorgehoben werden, dass bei verschiedenen Gruppen der Crustaceen (ebenso wie der Radiolarien) sich die verticale Gliederung der planktonischen Fauna sehr deutlich unterscheiden lässt; pelagische, zonarische und bathybische Formen treten hier in ganz bestimmten Beziehungen auf.

Copepoden. Wie die Crustaceen überhaupt unter den Plankton-Thieren in öco'ogischer Beziehung die wichtigsten und einfluss-reichsten sind, so die Copepoden unter den Crustaceen. Von den unglaublichen Massen, in welchen diese kleinen Krustenthiere die Oberfläche sowohl als verschiedene Tiefen-Zonen des Oceans erfüllen, kann sich nur Derjenige eine vollkommene Vorstellung machen, der sie mit eigenen Augen gesehen hat. Tagelang kann das Schiff weite Strecken des Oceans durchsegeln, und immer bleibt seine Fläche mit demselben gelblichen oder röthlichen „Thierbrei" bedeckt, der zum weitaus grösseren Theil aus Copepoden besteht. In dem Journal, welches ich im Winter 1866/67 auf der canarischen Insel Lanzarote über die wechselnde Zusammensetzung des Plankton führte, steht an vielen Tagen nur die Bemerkung: „Fast reiner Copepoden-Mulder", oder „Auftrieb fast nur aus Crustaceen zu-

sammengesetzt, unter diesen ganz vorherrschend Copepoden". Dass diese kleinen Crustaceen die Hauptnahrung vieler der wichtigsten Nutzfische (z. B. der Häringe) bilden, ist längst bekannt. Im arktischen sowohl als im antarktischen Ocean bilden *Calanus finmarchicus* und einige verwandte Arten überhaupt die Hauptmasse des Plankton und liefern die Nahrung für Pteropoden und Cephalopoden, für Taucher und Pinguine, für viele Fische und Walfische. Auf der Fahrt von Japan nach Honolulu segelte der Challenger durch weite Strecken des nordpacifischen Oceans, welche mit weissen und rothen Flecken bedeckt waren, bedingt durch massenhafte Anhäufung von zwei kleinen Copepoden-Arten (die rothen von *Calanus propinquus*, 8, p. 758). Auch in vielen anderen Gebieten des Oceans, vom Polarkreis bis zum Aequator, fuhr das Schiff viele Meilen weit durch weisse Bänder, fast bloss aus Copepoden zusammengesetzt (8, p. 843). Indessen gilt auch für diese wichtigste Gruppe der Plankton-Thiere dasselbe, wie für alle Anderen, dass ihr Auftreten sehr ungleichmässig und von vielen Bedingungen abhängig ist. Zwei Tage lang fuhr der Challenger durch dichte Bänke von *Corycaeus pellucidus*; vom dritten Tage an war dieser Copepode völlig verschwunden. Ueber das Auftreten der Copepoden in der Nordsee und Ostsee hat Hensen ausführliche statistische Angaben gemacht (9, p. 45). Dass diese Ordnung nicht bloss an der Oberfläche, sondern auch bis zu bedeutenden Tiefen (600—1300 m) eine höchst bedeutende Rolle spielt, hat neuerdings Chun gezeigt (15, p. 25): „Ihre Massenhaftigkeit und Formenfülle in grösseren Tiefen ist geradezu erstaunlich; Larvenformen festsitzender oder auf dem Grunde lebender Arten mischen sich mit den Jugendformen und geschlechtsreifen Stadien eupelagischer Arten bunt durch einander. Manche Arten, die bisher als Raritäten galten, sind häufig in der Tiefe vertreten." Hingegen scheint die Ordnung in sehr grossen Tiefen nur schwach vertreten zu sein; der Challenger fand nur eine sehr characteristische Tiefsee-Art in 2200 Faden: *Pontostratiotes abyssicolla* (8, p. 845). Einige Arten verlassen nie die Oberfläche und sind autopelagisch, so *Pontellina*.

Ostracoden. Die Muschelkrebse sind nächst den Copepoden die wichtigsten Crustaceen des Plankton und sind sowohl an der Oberfläche, als in verschiedener Tiefe durch Massen von vielen Arten vertreten; sie spielen in der Oecologie des Oceans eine ähnliche Rolle, wie die nahe verwandten Cladoceren (Daphniden)

im süssen Wasser. Der Challenger sammelte 221 Arten von Ostracoden, von denen 52 unter 500 Faden, 19 unter 1500, und noch 8 Arten unter 2000 Faden Tiefe gefunden wurden. Viele Ostracoden gehören, ebenso wie viele Copepoden und andere Crustaceen, zu den wichtigsten Leuchtthieren des Oceans. Das Meerleuchten im Indischen Ocean konnte ich sowohl auf meiner Hinreise nach Ceylon (Anfang November 1881) als auf der Rückreise (Mitte März 1882) in einer Pracht bewundern, wie nie zuvor; „der ganze Ocean, soweit das Auge reichte, war ein zusammenhängendes funkelndes Lichtmeer. Die mikroskopische Untersuchung des geschöpften Wassers ergab, dass die leuchtenden Thiere zum grössten Theile kleine Crustaceen (Ostracoden) waren, zum kleineren Theile Medusen, Salpen, Würmer u. s. w. (25, p. 42, 372). Dieselbe prachtvolle Erscheinung beobachtete drei Jahre später, in demselben Gebiete und in demselben Monate, drei Nächte hinter einander, CHIERCHIA (8, p. 108). „La luce brillantissima verde-smeralda era prodotta da una infinità di Ostracodi."

Schizopoden. Nicht weniger wichtig für das Plankton-Leben, als die Ostrocoden — stellenweise noch bedeutender — sind die Schizopoden. Auch sie kommen streckenweise in ungeheuren Schwärmen vor, sowohl an der Oberfläche, als in geringeren und grösseren Tiefen; auch sie spielen im Stoffwechsel des Meeres eine grosse Rolle, einerseits indem sie Massen von Protozoen und planktonischen Larven vertilgen, anderseits indem sie den Cephalopoden und Fischen zur Nahrung dienen. Viele Schizopoden gehören, gleich vielen Ostracoden und Copepoden, zu den prächtigsten Leuchtthieren; und gleich den letzteren, liefern sie sehr interessante Probleme für die Bathygraphie des Plankton. G. O. SARS, welcher das reiche, vom Challenger gesammelte Material bearbeitete, unterschied 57 Arten, und fand, dass 32 davon nur die Oberfläche des Meeres bewohnen, 6 von 32—300 Faden, 4 von 300—1000, hingegen 11 von 1000—2000 Faden, und 4 unter 2000 Faden (bis 2740!) hinabgehen (6, p. 739). Auch CHUN entdeckte im Mittelmeere eine Anzahl neuer zonarischer und bathybischer Schizopoden, sehr verschieden von den pelagischen Arten der Oberfläche (*Stylochiron*, *Arachnomysis* etc., 15, p. 30).

Die Phyllopoden (Daphniden), die Amphipoden (Phronimiden, Hyperiden) und die Decapoden (Miersiden, Sergestiden) sind zwar auch im Plankton durch eine Anzahl von interessanten, theils oceanischen, theils neritischen Formen vertreten;

und einige von diesen treten auch in bedeutenden Mengen stellenweis auf; aber im Ganzen sind sie bei weitem nicht von solcher Bedeutung, wie die Copepoden, Ostracoden und Schizopoden. Dasselbe gilt von den übrigen Gruppen der Crustaceen, wenngleich viele von ihnen im Larvenzustand an der Zusammensetzung des Plankton grossen Antheil nehmen. Auch für diese vielgestaltigen, oft massenhaft auftretenden pelagischen Crustaceen-Larven wird die fortschreitende Plankton-Forschung, ebenso wie für die ausgebildeten Krustenthiere, noch eine Fülle von Thatsachen festzustellen und zu erklären haben, namentlich in Bezug auf ihre pelagische, zonarische und bathybische Verbreitung, ihre Wanderungen, und die Verhältnisse, in denen diese Plankton-Fauna zur Benthos-Fauna steht.

Insecten. Der mächtige Stamm der Tracheaten, die formenreichste von allen Hauptabtheilungen des Thierreichs, ist im Meere fast gar nicht vertreten. Die Protracheaten, Myriapoden und Arachniden sind ausschliesslich Bewohner des Festlandes und zum kleinen Theil des Süsswassers, abgesehen von den Pycnogoniden oder Pantopoden (falls diese wirklich zu den Arachniden gehören). Unter den Insecten giebt es nur eine einzige kleine Gruppe von echten Seethieren, die Familie der Halobatiden. Diese kleinen, zu den Hemipteren gehörigen Insecten haben sich ganz pelagischer Lebensweise angepasst und laufen auf der Oberfläche des tropischen Oceans ebenso umher, wie unsere Wasserläufer (*Hydrometra*) auf dem Spiegel des Süsswassers. Beide dahin gehörige Gattungen (*Halobotes* und *Halobatodes*, mit etwa einem Dutzend Arten) sind auf die tropische und subtropische Zone beschränkt. Der Challenger fand sie im Atlantik zwischen 35° N. Br. und 20° S. Br., im Pacifik zwischen 37° N. Br. und 23° S. Br. Ich selbst beobachtete Halobates häufig im Indischen Ocean, zwischen Aden und Ceylon, und an einzelnen Tagen schaarenweis in der Nähe von Belligemma. Obgleich sie tauchen können, gehen sie nicht in die Tiefe.

IV. J. Tunicaten des Plankton.

Der Stamm der Mantelthiere theilt sich hinsichtlich der Lebens-Weise in zwei Hauptgruppen: die Ascidien gehören dem Benthos an, alle übrigen Tunicaten dem Plankton. Die Copelaten (oder Appendiculariden) sind aus morphologischen Gründen als die ältesten Glieder des Stammes, und als die nächsten, heute

noch lebenden Verwandten der Prochordonier zu betrachten, der hypothetischen gemeinsamen Stammformen der Tunicaten und Vertebraten (30, p. 605). Die nahe Verwandtschaft der Copelaten und der Ascidien-Larven macht es sehr wahrscheinlich, dass die ganze Classe der Ascidien von den primär-pelagischen Copelaten abstammt und aus ihnen durch Anpassung an festsitzende Lebensweise hervorgegangen ist. Die Lucidien oder Pyrosomiden hingegen sind wahrscheinlich secundär-pelagische Thiere, und stammen von den Coelocormiden, einer benthonischen Synascidien-Gruppe ab. Die Thalidien, sowohl die Dolioliden, als die Salpiden, sind als primär-pelagische Thiere anzusehen. Diese Verhältnisse sind doppelt interessant, weil die Tunicaten in ausgezeichneter Weise die Eigenthümlichkeiten demonstriren, welche die Anpassung einerseits an festsitzende Lebensweise im Benthos (bei den Ascidien), anderseits an freischwimmende Lebensweise im Plankton (bei allen übrigen Manteltieren) hervorbringt. Die letzteren sind sämmtlich durchsichtige und leuchtende Glasthiere, arm an Gattungen und Arten, aber reich an Individuen-Massen. Die Ascidien hingegen, welche theils littoral an den Küsten, theils abyssal in der Tiefsee dem Boden aufsitzen, sind viel reicher an Gattungen und Arten, vielseitig den mannichfaltigen Local-Verhältnissen des Bodens angepasst, und meistens undurchsichtig. Die wenigen hyalinen Formen (z. B. Clavelinen) können als Ueberreste des älteren Ascidien-Stammes, der aus pelagischen Copelaten hervorging, angesehen werden.

Alle planktonischen Tunicaten sind exquisit oceanische Thiere, und alle können in ungeheuren Schwärmen von erstaunlicher Ausdehnung auftreten. Murray (6, p. 170, 521, 738 etc.) und Chierchia (8, p. 32, 53, 75 etc.) trafen grossartige Schwärme von *Appendicularia*, *Pyrosoma*, *Doliolum* und *Salpa* mitten im offenen Ocean an, ebensowohl im Atlantischen als im Pacifischen Ocean, vorzugsweise in der Aequatorial-Zone. Dieselben beobachtete ich im Indischen Ocean, zwischen Ceylon und Aden. Ferner besitze ich ganze Flaschen voll dichtgedrängter Thalidien, welche Capitain Rabbe mitten im Atlantischen, Indischen und Pacifischen Ocean gesammelt hat, weit entfernt von allen Küsten. Auch in vielen Reiseberichten werden diese schwimmenden und leuchtenden Schaaren von Salpen und Pyrosomen auf offenem Meere, weit von allen Küsten, erwähnt. Hingegen kennen wir keine neritischen Tunicaten, keine besonderen Formen von schwimmenden Mantel-

thieren, welche sich nur an den Küsten finden; selbstverständlich ausgenommen die überall vorkommenden Ascidien-Larven.

Neuerdings hat CHUN die interessante Thatsache festgestellt, dass die planktonischen Tunicaten nicht nur an der Oberfläche und in geringer Tiefe schaarenweise vorkommen, sondern auch während des Sommers in grössere Tiefen hinabgehen (15, p. 32, 42). Er entdeckte ferner im Mittelmeer neue Copelaten, welche nur zonarisch oder bathybisch leben, niemals an die Oberfläche kommen und sowohl durch eigenthümliche Organisation als besondere Körpergrösse sich auszeichnen (*Megalocercus abyssorum* von 3 cm Länge; 15, p. 40).

Die kleinen zarten Copelaten und Doliolen entziehen sich durch ihre geringe Grösse natürlich mehr dem Blick, als die grossen leuchtenden Salpen und Pyrosomen. Wer jedoch grössere Mengen von oceanischem Plankton selbst eingehend untersucht, wird sich leicht überzeugen, dass auch die ersteren fast überall vorkommen und stellenweise einen bedeutenden Antheil an der Zusammensetzung des gemischten Plankton nehmen. Unter den Salpen sind es vorzugsweise die kleineren Arten, welche ausgedehnte schwimmende Bänke bilden. Aus den dreijährigen Beobachtungen von SCHMIDTLEIN ergiebt sich, dass die Salpen zum perennirenden Plankton gehören und das ganze Jahr hindurch häufig sind (19, p. 123).

IV. K. Vertebraten des Plankton.

Die Wirbelthiere des Meeres sind in ausgewachenem Zustande meistens zu gross und besitzen zu kräftige willkürliche Bewegung, als dass sie zum eigentlichen „Plankton" im Sinne von HENSEN, als „willenlos mit dem Wasser treibenden Thiere", gerechnet werden könnten. Die Seefische ebenso wie die schwimmenden Vögel und Säugethiere des Meeres überwinden mehr oder weniger leicht die Triebkraft der Meeresströmungen und bewahren ihr gegenüber die Selbständigkeit der willkürlichen Bewegung, was bei den treibenden wirbellosen Thieren des Plankton gewöhnlich nicht der Fall ist. Indessen habe ich schon oben darauf hingewiesen, dass diese Abgrenzung des *Plankton* gegen das *Nekton* sehr willkürlich ist und jeden Augenblick durch Verminderung der Stromgeschwindigkeit sich zu Gunsten des letzteren verändern kann. Auch sind ja gerade für die Hauptfragen von HENSEN's Plankton-Untersuchungen, für die Frage vom „Stoffwechsel des Meeres" die Wirbelthiere von der grössten Wichtigkeit, da sie als die grössten

Raubthiere des Meeres täglich die grössten Massen von Plankton vertilgen — gleichviel ob direct oder indirect. Ein einziger Seefisch mittlerer Grösse kann täglich Hunderte von Pteropoden und Tausende von Crustaceen vertilgen, und bei den riesigen Cetaceen kann diese Masse der täglichen Plankton-Kost um das Zehnfache und Hundertfache grösser genommen werden. Es wird also für eine umfassende Betrachtung der Plankton-Verhältnisse — und ganz besonders für deren physiologische, öcologische und chorologische Erörterung — auch die eingehende Untersuchung der im Meere schwimmenden Vertebraten, der Seefische, Schwimmvögel, Robben und Cetaceen nicht zu umgehen sein. Indessen können wir hier davon absehen, da der Zweck dieser Plankton-Studien nicht jene weiteren Beziehungen im Auge hat. Wir können uns also im Sinne von Hensen (9, p. 1) hier vorläufig auf die „willenlos mit dem Wasser treibenden" Vertebraten des Meeres beschränken; und als solche können (abgesehen von einigen kleinen pelagischen Fischen) fast nur die pelagischen Eier, Brut und Larven der Seefische in Betracht kommen. Einige kleinere Teleostier (Scopeliden, Trichiuriden u. A.) kommen bisweilen schaarenweis im Plankton vor und sind theils autopelagisch, theils bathypelagisch. Die merkwürdigen Leptocephaliden sind vielleicht planktonische Larven (von Muraenoiden), die niemals geschlechtsreif werden (7, p. 562).

Fisch-Eier. Die planktonischen Fisch-Eier, welche in grossen Mengen an der Oberfläche des Meeres treiben — und ebenso die aus ihnen ausschlüpfenden jungen Fischchen — spielen ohne Zweifel in der Naturgeschichte des Meeres eine grosse Rolle. Hensen, dessen Plankton-Untersuchungen von diesem Object ausgingen, hatte daran „die Hoffnung geknüpft, über den Fischbestand der betreffenden Arten einen weit bestimmteren Aufschluss erhalten zu können, als dies bisher möglich zu sein schien" (9, p. 39). Aber der Grundsatz, von dem er dabei ausgeht, ist vollkommen unhaltbar. Hensen sagt (l. c.): „Es ist kaum zweifelhaft, dass ein Urtheil über den relativen Reichthum an den betreffenden Fischarten in der Ostsee und in irgend einem anderen Meeresgebiet sich durch die Bestimmung der Menge der Eier unter dem betreffenden Flächengebiet wird gewinnen lassen." Auch Brandt bezeichnet diesen Satz als sehr einleuchtend und wichtig (10, p. 517).

Dieser maassgebende Satz von Hensen und Brandt, aus welchem eine Reihe der wichtigsten Folgerungen und der verwickeltsten Berechnungen abgeleitet wird, ist schon vor dreissig

Jahren auf das Einleuchtendste widerlegt worden, von keinem Geringeren als von CHARLES DARWIN. In dem dritten Capitel seines epochemachenden „Origin of species", welches den „Kampf um's Dasein" behandelt, erörtert DARWIN an der Hand von MALTHUS' Bevölkerungs-Theorie die Bedingungen und die Folgen der Individuen-Vermehrung, das geometrische Verhältniss ihrer Zunahme und die Natur der Hindernisse der Zunahme. Er zeigt, dass „in allen Fällen die mittlere Anzahl von Individuen einer jeden Pflanzen- und Thier-Art nur indirect von der Zahl ihrer Samen oder Eier abhängt, direct aber von den Existenz-Bedingungen, unter denen sie sich entwickelt". Schlagende Beispiele für diese Thatsache sind überall zur Hand, und ich selbst habe bei der Erörterung derselben in meiner „Natürlichen Schöpfungsgeschichte" eine Anzahl angeführt (**30**, p. 143). Um gleich noch einige Beispiele aus dem Leben des Plankton selbst hinzuzufügen, erinnere ich an die betreffenden Verhältnisse vieler pelagischer Thiere, u. A. Crustaceen und Medusen. Viele kleine Medusen, welche zu den häufigsten Thieren der pelagischen Fauna gehören (z. B. *Obelia* und *Liriope*), erzeugen verhältnissmässig wenige Eier; ebenso viele Copepoden, die gemeinsten von allen Plankton-Thieren. Unverhältnissmässig grösser ist die Zahl der Eier, welche von einzelnen grossen Medusen und Decapoden producirt wurden, die zu den seltenen Arten gehören. So lässt sich auch aus der Zahl der pelagischen Fischeier nicht der geringste Schluss auf die Zahl der Fische ziehen, welche sich aus ihnen entwickeln und zur Reife gelangen. Die Hauptmasse der planktonischen Fischeier und Fischbrut wird frühzeitig von anderen Thieren als Nahrung vertilgt.

V. Composition des Plankton.

Die Zusammensetzung des Plankton aus verschiedenen Organismen ist sowohl in qualitativer als in quantitativer Beziehung sehr ungleichmässig, und ebenso ist die Vertheilung desselben im Ocean nach Ort und Zeit sehr ungleich; diese beiden Grundsätze gelten ebenso für das oceanische wie für das neritische Plankton. In diesen beiden wichtigen Grundsätzen, welche nach meiner festen Ueberzeugung den Ausgangspunkt und die Grundlage für die Oecologie und Chorologie des Plankton bilden müssen, sind die übereinstimmenden Grund-

Anschauungen fast aller derjenigen Naturforscher zusammengefasst, welche bisher gründlich die Naturgeschichte der pelagischen Fauna und Flora längere Zeit studirt haben.

Allgemein war daher die Ueberraschung, als in diesem Jahre Professor HENSEN mit der völlig entgegengesetzten Behauptung auftrat: „dass in dem Oceane das Plankton gleichmässig genug vertheilt sei, um aus wenigen Fängen über das Verhalten sehr grosser Meeresstrecken sicher unterrichtet zu werden“ (22, p. 243). Er sagt selbst, dass die von ihm geleitete Kieler Plankton-Expedition von dieser „rein theoretischen Ansicht“ ausging, und dass sie „vollen Erfolg“ hatte, weil „diese Voraussetzung sich weit vollständiger bewahrheitet hat, als gehofft werden konnte“ (22, p. 244) [1]). Diese höchst auffallenden und allen bisherigen Grundanschauungen widersprechenden Angaben von HENSEN erfordern die eingehendste Berücksichtigung; denn wenn sie wahr sind, dann sind alle Naturforscher, welche bisher jahrelang und in ausgedehntestem Umfange die Zusammensetzung und Vertheilung des Plankton studirt haben, völlig im Irrthum gewesen und zu ganz falschen Schlüssen gelangt; wenn hingegen jene Sätze von HENSEN falsch sind, dann stürzt seine ganze darauf gegründete Plankton-Theorie zusammen, und dann sind alle seine mühseligen Berechnungen (für welche er in den nächsten sechs Jahren — 15000 Stunden hindurch! — die im Plankton vertheilten Individuen zählen lassen will) völlig werthlos.

In erster Linie wird daher die empirische Basis zu prüfen sein, auf welche HENSEN seine, „von rein theoretischen Ansichten ausgehenden“ Behauptungen gründet. Die Kieler Plankton-Expedition war 93 Tage in See, und zwar in den drei Monaten des Spätsommers (15. Juli bis 7. November), welche be-

1) HENSEN fügt diesem Satze selbst folgende Erläuterung hinzu: „Die bisher gültige Ansicht war, dass die Meeresbewohner in Schaaren verbreitet seien, und dass man je nach Glück und Gunst, nach Wind, Strömung und Jahreszeit, bald auf dichte Massen, bald auf unbewohnte Flächen komme. Dies gilt in der That bis zu einem gewissen Grad für die Häfen; für das offene Meer berichtigt sich unsere Kenntniss dahin, dass dort normal eine gleichmässige Vertheilung stattfindet, die nur innerhalb weiter Zonen entsprechend den klimatischen Verhältnissen nach Dichte und Bestandtheilen wechselt. Man wird jetzt in jedem Fall der Abweichung von solchem Verhalten nach den Ursachen suchen müssen, welche dabei gewirkt haben, und wird nicht mehr das Vorkommen von Ungleichmässigkeiten als gegebenen Ausgangspunkt für bezügliche Forschungen nehmen können“ (22, p. 244).

kanntlich in der nördlichen Erdhälfte die aller-ungünstigste Zeit für die pelagische Fischerei bieten (28, p. 16, 18). Hensen selbst sagt, dass sie den „Character einer Streiftour" trug (22, p. 10), und sein Gefährte Brandt nennt sie eine „Recognoscirungsfahrt, für die es darauf ankam, grosse Meeresflächen möglichst rasch hinter einander zu untersuchen" (23, p. 525). Auffallender Weise fügt er hinzu: „Damit ist erreicht, feste Grundlagen für die Kenntniss der Massenhaftigkeit und Mannichfaltigkeit der Meeres-Organismen der eingehenden Analyse darzubieten" (!). Nach meiner Ansicht sind solche „feste Grundlagen" längst gewonnen, vor Allem durch die weit umfassenderen Untersuchungen der reich mit allen Hilfsmitteln ausgestatteten „Challenger"-Expedition (vom Januar 1873 bis Mai 1876). Diese umfasste einen Zeitraum von vollen vierzig Monaten und erforschte das ganze Gebiet des Oceans; ihre Erfahrungen dürfen daher schon an sich viel grössere Geltung beanspruchen als diejenigen des „National", dessen Fahrt von drei Monaten nur einen Theil des Atlantischen Oceans betraf und noch dazu durch schlechtes Wetter, Schiffs-Beschädigungen, frühzeitigen Verlust des grossen Vertical-Netzes und anderen Unglücksfälle vielfach in der Ausführung ihres Planes behindert war. Es ist schwer begreiflich, wie „exacte Forscher" aus so unvollständigen und fragmentarischen Erfahrungen „feste Grundlagen" für neue weitreichende Ansichten ableiten können, die zu allen bisherigen Erfahrungen in auffallendem Widerspruch stehen.

Es würde hier viel zu weit führen, wollte ich aus zahlreichen älteren und neueren Reise-Beschreibungen die Beobachtungen der Seefahrer über die auffallende Ungleichmässigkeit der See-Bevölkerung, die verschiedene Fauna und Flora der Strömungs-Gebiete, den Wechsel ungeheurer schwimmender Thierschaaren und fast unbewohnter Meeresflächen zusammenstellen. Es genügt, auf diejenigen beiden Werke zu verweisen, in welchen die ausgedehntesten und gründlichsten Erfahrungen hierüber gesammelt sind, die von John Murray redigirte „Narrative of the Cruise of H. M. S. Challenger" (6) und die von Chierchia publicirten „Collezioni della R. Corvetta Vettor Pisani" (8). Da die allgemeinen chorologischen und ökologischen Resultate dieser beiden Hauptwerke völlig mit meinen eigenen, auf dreissigjähriger Erfahrung beruhenden Ansichten übereinstimmen, gehe ich sofort zur allgemeinen Darlegung dieser letzteren über, ihre nähere Begründung mir für eine spätere ausführliche Arbeit vorbehaltend.

V. A. Polymiktes und monotones Plankton.

Die Zusammensetzung des Plankton aus schwimmenden Pflanzen und Thieren verschiedener Classen ist höchst mannichfaltig. Ich unterscheide in dieser Beziehung zunächst zwei Hauptformen, polymiktes und monotones Plankton [1]). Der „gemischte Auftrieb oder das polymikte Plankton“ ist in der Weise aus Organismen verschiedener Arten und Classen zusammengesetzt, dass keine einzige Form oder Formen-Gruppe mehr als die Hälfte vom Volumen des Ganzen ausmacht. Der „einförmige Auftrieb hingegen oder das monotone Plankton“ zeigt eine sehr gleichartige Zusammensetzung, indem eine einzige Formengruppe — eine einzelne Species, oder ein einziges Genus, oder auch eine einzige Familie oder Ordnung — ganz überwiegend die Hauptmasse des Auftriebs bildet, mindestens die grössere Hälfte des ganzen Plankton-Volumens, oft $^2/_3$ oder $^3/_4$ desselben, bisweilen sogar noch mehr. Unter diesem monotonen Plankton könnte man wieder unterscheiden: prävalentes Plankton, wenn die überwiegende Formen-Gruppe die grössere Hälfte, bis zu $^3/_4$, des ganzen Volumens bildet, und uniformes Plankton, wenn dieselbe $^3/_4$ übersteigt und fast rein die ganze Masse bildet.

Im Allgemeinen ist das gemischte Plankton häufiger als das einförmige, da in der Regel die Verhältnisse des „Kampfes um's Dasein“ eine mannichfaltige und bunte Zusammensetzung der planktonischen Flora und Fauna bedingen. Doch giebt es von dieser Regel zahlreiche Ausnahmen, und an vielen Stellen des Oceans (besonders in den Zoocorrenten) tritt local eine so massenhafte Entwickelung und schaarenweise Anhäufung einer einzigen Form oder Formen-Gruppe auf, dass dieselbe im Auftriebe des pelagischen Netzes mehr als die Hälfte des ganzen Volumens bildet. Dieses monotone Plankton erscheint in sehr verschiedenen bestimmten Formen; denn die Verschiedenheit des Klima, der Jahreszeit, der oceanischen Strömungen, der neritischen Beziehungen etc. bedingt bedeutende Unterschiede in der Massen-Entwickelung der planktonischen Organismen, welche schaarenweise gleichzeitig in einem bestimmten Gebiete auftreten. Ich werde die einzelnen mir bekannten Formen des monotonen Plankton nachstehend kurz

---

1) *πολύμικτος* = vielfach gemischt; *μονότονος* = einförmig.

aufführen. Dagegen verzichte ich hier auf eine Schilderung der äusserst mannichfaltigen Zusammensetzung des polymikten Plankton, indem ich mir diese, sowie die Mittheilung einer Anzahl von Mischungs-Tabellen, einer späteren ausführlichen Arbeit vorbehalte.

A. Monotones Protophyten-Plankton. Von den sieben Gruppen pelagischer Protophyten treten mindestens drei in solchen Massen im Ocean auf, dass sie für sich allein die grössere Hälfte vom Auftriebe des pelagischen Netzes zusammensetzen können, die Diatomeen, Murracyteen und Peridineen. Die wichtigste und häufigste Erscheinung darunter ist das monotone Diatomeen-Plankton, vorzugsweise im salzarmen und Küsten-Wasser. Die kieselschaligen einzelligen Protophyten, welche dasselbe zusammensetzen, gehören oft vorwiegend, oder fast ausschliesslich einer einzigen Art oder Gattung an, so z. B. *Synedra* in den kälteren, *Chaetoceros* in den wärmeren Meeren. Die colossalen Massen von arktischen und antarktischen Diatomeen, welche das „schwarze Wasser", die Weidegründe der Walfische bilden, sind oben erwähnt. In den wärmeren, tropischen und subtropischen Theilen des Oceans kommen solche Anhäufungen von Diatomeen nicht oder nur selten vor; hier tritt an ihre Stelle das monotone Murracyteen-Plankton, aus ungeheuren Schaaren von nyctipelagischen Pyrocystiden gebildet. Seltener ist das monotone Peridineen-Plankton; obwohl diese Dinoflagellaten einen sehr bedeutenden Antheil an der Composition, besonders des neritischen Plankton nehmen, kommen sie doch nicht häufig in solchen Massen vor, dass sie die grössere Hälfte vom Volumen des Auftriebes bildeten.

B. Monotones Metaphyten-Plankton. Unter den pelagischen Metaphyten giebt es nur zwei Formen, welche so massenhaft auftreten, dass sie die grössere Hälfte des pelagischen Auftriebs bilden, die Oscillatorien und die Sargasseen. Das monotone Oscillatorien-Plankton, in der Regel aus schwimmenden Faden-Bündeln einer einzigen Art von *Trichodesmium* gebildet, erscheint in vielen Gebieten des tropischen Oceans in solchen Massen, dass die Quantität der pelagischen Fauna dagegen zurücktritt (vergl. oben p. 266). Das monotone Sargassum-Plankton, aus den „schwimmenden Bänken" einer einzigen Fucoidee, des *Sargassum bacciferum* gebildet, ist die characteristische Massenform des organischen Lebens in den Halistasen der „Sargasso-Meere".

C. Monotones Protozoen-Plankton. Unter den einzelligen Protozoen treten drei verschiedene Gruppen in solchen Massen pelagisch auf, dass sie die grössere Hälfte vom Volumen des Plankton bilden, die Noctiluken, Globigerinen und Radiolarien. Das monotone Noctiluken-Plankton ist neritisch und wird fast ausschliesslich von Milliarden der gemeinen *Noctiluca miliaris* zusammengesetzt; es bildet röthlich-gelbe Schleim-Ueberzüge an der Oberfläche der Küsten-Meere und zeigt im Ocean stets littorale Strömungen an. Hingegen ist das weit verbreitete monotone Globigerinen-Plankton rein oceanisch, die Ursprungsstätte des Globigerinen-Schlammes der Tiefsee; es setzt sich in verschiedenen Gebieten des Oceans aus verschiedenen Gattungen der oben angeführten pelagischen Thalamophoren zusammen. Viel mannichfaltiger ist das monotone Radiolarien-Plankton, ebenfalls oceanisch; von diesem kann man folgende drei Modificationen unterscheiden [1]):

I. Polycyttarien-Plankton, bald nur aus *Collozoum*, bald aus *Sphaerozoum*, bald aus *Collosphaera*, meistens aus einer Mischung dieser drei Formen zusammengesetzt: in den wärmeren Meeren, theils pelagisch, theils zonarisch; sehr häufig.

II. Acantharien-Plankton, gewöhnlich aus Milliarden einer einzigen oder einiger wenigen Arten von *Acanthometron* gebildet (in den kälteren Meeren, z. B. an der Ost- und West-Küste von Süd-Amerika, südlich von 40° S. Br.; ebenso nördlich von 50° N. Br., an den Küsten von Shetland, Fär-Öer und Norwegen); theils autopelagisch, theils bathypelagisch.

III. Phaeodarien-Plankton, zonarisch und bathybisch, meistens zusammengesetzt aus grossen Arten von Aulosphaeriden und Sagosphaeriden, Coelodendriden und Coelographiden (z. B. *Coeloplegma murrayanum* aus dem Fär-Öer-Canal, 4, p. 1757).

D. Monotones Cnidarien-Plankton. Im Stamme der Nesselthiere giebt es zahlreiche Formen von Medusen, Siphonophoren

---

1) Radiolarien-Plankton ist in 13 Präparaten der Radiolarien-Collection enthalten, welche ich (1890) zusammengestellt habe, und welche durch den Famulus Franz Pohle in Jena käuflich zu beziehen ist. 8 von diesen Präparaten enthalten Polycyttarien-Plankton, 2 Acantharien-Plankton, und 3 Phaeodarien-Plankton. — Diese Sammlung (von 34 mikroskopischen Präparaten) enthält ausserdem 17 Präparate von Radiolarien-Schlamm der Tiefsee, und 4 Präparate von Tiefsee-Hornschwämmen, deren Pseudo-Skelet aus Radiolarien-Schlamm zusammengesetzt ist (Challenger-Report, Part. LXXXII).

und Ctenophoren, die in ungeheuren Schwärmen auftreten. Das monotone Medusen-Plankton ist meistens neritisch, aus sehr verschiedenen Local-Formen an den verschiedenen Küsten gebildet. Von grösseren Acraspeden sind es in den wärmeren Meeren vorzugsweise Rhizostomen (Pilemiden, Crambessiden), in den kälteren Semostomen (Aureliden, Cyaneiden), welche schaarenweis die littoralen Buchten und Strömungen erfüllen; von oceanischen Scyphomedusen scheint namentlich *Pelagia* ähnliche Schwärme zu bilden. Unter den Craspedoten wird monotones Medusen-Plankton besonders von neritischen Codoniden, Margeliden und Eucopiden, von oceanischen Aequoriden, Liriopiden und Trachynemiden gebildet. Monotones Siphonophoren-Plankton kommt nur in den wärmeren Meeren vor, obgleich Diphyiden in allen Theilen des Oceans massenhaft auftreten. Die auffallenden blauen Schaaren der pelagischen Physaliden, Porpitiden und Velelliden haben schon seit langer Zeit in den tropischen und subtropischen Meeren die Aufmerksamkeit der Seefahrer erregt, ebenso durch ihre ungeheuren Mengen, wie durch die Ungleichmässigkeit ihres plötzlichen Auftretens und Verschwindens. Seltener ist reines Physonecten-Plankton, grösstentheils aus Forskalien zusammengesetzt; ich beobachtete solches wiederholt auf Lanzarote. Ebendaselbst kam auch häufig monotones Ctenophoren-Plankton vor. Auch diese zarten Nesselthiere treten bekanntlich, gleich den Medusen und Siphonophoren, in solchen Schaaren dicht gehäuft auf, dass sie fast keinen Raum für andere pelagische Thiere zwischen sich lassen. Nicht selten verleiht die massenhafte Anhaufung einer einzigen Ctenophoren-Art dem Plankton einen sehr auffallenden Character, und zwar in allen Oceanen, ebensowohl in denen der kalten, als der warmen und gemässigten Zone. Häufiger kommt es jedoch vor, dass das monotone Cnidarien-Plankton sich aus mehreren Arten von Medusen, Siphonophoren und Ctenophoren zusammensetzt, während andere Thierclassen nur einen sehr beschränkten Antheil an seiner Zusammensetzung nehmen.

E. Monotones Sagittiden-Plankton. Die einzige Form des monotonen Plankton, welches der Stamm der Helminthen liefert, wird durch die Classe der Chaetognathen gebildet, verschiedene Species der Genera *Sagitta* und *Spadella*. Obgleich echt oceanisch nach ihrer ganzen Lebensweise, kommen sie doch auch im neritischen Auftrieb massenhaft vor. Bald tritt nur eine einzige Art dieser Gattungen, bald mehrere Arten neben einander, in solchen

Schaaren auf, dass sie mehr als die Hälfte des ganzen Plankton ausmachen. Diese Erscheinung wird sowohl in den kälteren als in den wärmeren Meeren beobachtet; in jenen ist das Plankton aus kleineren, in diesen aus grösseren Arten zusammengesetzt. Auch in der Tiefe kommt diese Form vor, und zwar besteht das zonarische Sagittiden-Plankton aus anderen Arten als das pelagische.

F. Monotones Pteropoden-Plankton. Erstaunliche Massen von oceanischen Pteropoden sind sehr verbreitet in allen Theilen des Oceans, und zum Theil aus characteristischen Gattungen und Arten in den verschiedenen Zonen gebildet. Längst bekannt sind die ungeheuren Schaaren von *Clio borealis* und *Limacina arctica*, welche die nordischen Meere bevölkern und (als „Walfisch-Aas") die Hauptnahrung vieler Cetaceen, Seevögel, Fische und Cephalopoden bilden. Nicht weniger grossartig aber sind andere Pteropoden-Schwärme, welche, aus verschiedenen Gattungen und Arten zusammengesetzt, die Meere der gemässigten und Tropen-Zone bevölkern. Nur entgehen sie oft der Aufmerksamkeit der Seefahrer, weil die meisten Arten nyctipelagisch sind. Von den ungeheuren Massen dieser Flossenschnecken legen deutliches Zeugniss die aufgehäuften Kalkschalen derselben ab, welche in vielen Strecken des Oceans (besonders der Tropen-Zone) den Boden in Tiefen zwischen 500 und 1500 Faden dicht bedecken; oft ist die grössere Hälfte dieses „Pteropoden-Schlammes" bloss aus ihnen gebildet (**6**, p. 126, 922). Sowohl in Messina als in Lanzarote fand ich das Pteropoden-Plankton oft mit beträchtlichen Mengen von Heteropoden gemischt; doch bildeten letztere niemals die grössere Hälfte des Volumens.

G. Monotones Crustaceen-Plankton. Wie die Krustenthiere alle anderen Thierclassen des Plankton an Massen-Entwickelung übertreffen, so bilden sie auch häufiger als alle anderen Classen monotones Plankton. Am häufigsten ist dieses einförmige Crustaceen-Plankton aus Copepoden zusammengesetzt, nicht selten fast ausschliesslich von einer einzigen Art (6, p. 758, 843). Demnächst habe ich am häufigsten monotones Ostracoden-Plankton gefunden, sodann Schizopoden-Plankton. Bald sind es auch in diesen beiden Ordnungen nur zahllose Individuen einer einzigen Art, bald mehrere verschiedene Species, welche das monotone Plankton zusammensetzen; oft fast ausschliesslich, andere Male gemischt mit Zusätzen anderer Crustaceen, Sagitten, Salpen etc.

Die übrigen, oben angeführten Ordnungen der Crustaceen, die auch an der Zusammensetzung des Plankton bedeutenden Antheil nehmen, Decapoden, Amphipoden und Phyllopoden, habe ich niemals in solchen Massen zusammengedrängt gefunden, dass sie mehr als die Hälfte der Auftrieb-Masse bildeten. Dagegen erscheinen bisweilen solche Massen von Crustaceen-Larven einer Art (z. B. von *Lepas* und anderen Cirripedien), dass sie überwiegend den Character des Plankton bestimmen.

H. Monotones Tunicaten-Plankton. Nächst den monotonen Plankton-Formen, welche durch Crustaceen und Cnidarien gebildet werden, sind am häufigsten diejenigen der Tunicaten. Ganz überwiegend sind hier massenbildend die Thalidien oder Salpaceen (*Salpa* und *Salpella*), und unter diesen besonders die kleineren Arten (*Salpa democratica-mucronata*, *S. runcinata-fusiformis*, und verwandte Species). Wie ich selbst oft solches monotones Salpen-Plankton im Mittelmeer, im Atlantischen und Indischen Ocean gefangen habe, so besitze ich dasselbe auch durch Capitain Rabbe aus verschiedenen Theilen des Pacifischen Oceans. Gewöhnlich sind demselben auch Massen von *Doliolum* und von Copelaten (*Appendicularia, Vexillaria* etc.) in mehr oder weniger grosser Quantität beigemischt; doch treten diese kleinen planktonischen Tunicaten schon wegen der geringen Körpergrösse sehr gegen die Salpen zurück; ich kenne kein Beispiel, dass dieselben für sich allein monotones Plankton gebildet hätten. Wohl aber ist dies der Fall bei den nyctipelagischen Pyrosomen. Sowohl der Challenger als der Vettor Pisani begegneten unter den Tropen, in dunkler Nacht, mitten im Atlantischen und Pacifischen Ocean, Massen von monotonem Pyrosoma-Plankton; bei Tage war kein einziger dieser Feuerzapfen zu sehen, und sobald der Mond aufging, tauchten sie in die Tiefe (8, p. 32, 34).

I. Monotones Fisch-Plankton. Wenn man mit Hensen den Begriff des Plankton auf den passiv im Meere treibenden Halobios beschränkt, könnten als „monotones Fisch-Plankton“ nur die Schaaren ganz junger und kleiner Fische bezeichnet werden, welche oft massenhaft in den Strömungen erscheinen, bisweilen so dichtgedrängt, dass sehr wenige andere pelagische Thiere dazwischen Platz finden. Will man jedoch den Begriff weiter ausdehnen, und die scharfe Unterscheidung von Plankton und Nekton (p. 251) fallen lassen, so würden überhaupt alle jene Seefische

(sowohl oceanische als neritische), hierher gehören, welche schaarenweis auftreten (z. B. Scopeliden, Clupeiden, Leptocephaliden, Scomberoiden), und welche eine so bedeutende ökologische Rolle im Stoffwechsel des Meeres spielen (12, p. 51).

V. B. Temporale Plankton-Differenzen.

Die erste und auffallendste Erscheinung, welche jeder erfahrene Planktologe kennt, ist die wechselnde Zusammensetzung des Plankton und die variable Mischung seiner Bestandtheile. Diese auffallenden Unterschiede der Composition gelten ebensowohl qualitativ, wie quantitativ, ebensowohl für das oceanische, wie für das neritische Plankton; sie sind ebenso bedeutend bei einer Vergleichung verschiedener Orte während derselben Zeit, als zu verschieden Zeiten an einem und demselben Orte. Wir können demnach locale und temporale Schwankungen unterscheiden, und wollen zunächst diese letzteren betrachten.

Um eine vollständige und sichere Uebersicht über die zeitlichen Schwankungen der Plankton-Composition zu gewinnen, würden vor Allem ununterbrochene Beobachtungs-Reihen erforderlich sein, welche an einem und demselben Orte mindestens während der Dauer eines vollen Jahres angestellt sind; besser noch während mehrerer auf einander folgender Jahre, um aus den jährlichen und monatlichen Oscillationen ein allgemeines Durchschnitts-Bild zu erhalten. Solche vollständige Observations-Serien, vergleichbar den meteorologischen (mit denen sie ja auch in directem Causal-Nexus stehen), sind bisher noch nicht angestellt; sie gehören zu den wichtigsten Aufgaben der jetzt überall emporblühenden Zoologischen Stationen [1]). Indessen lässt sich eine allgemeine Vorstellung von der bedeutenden Grösse der jährlichen und monatlichen Oscillationen schon aus der wichtigen, auf dreijährige Beobachtungs-

---

1) Meine eigenen ausgedehnten Erfahrungen sind leider in dieser Beziehung sehr ungenügend, da ich niemals an einer Zoologischen Station gearbeitet habe, und da es mir gewöhnlich nur vergönnt war, auf ein paar Monate (oder selbst nur auf einige Wochen) während der akademischen Ferien die Meeresküste aufzusuchen. Nur einmal hatte ich Gelegenheit, meine Plankton-Studien an einem und demselben Orte auf ein halbes Jahr auszudehnen (vom October 1859 bis April 1860 in Messina; 3, p. V, 166), und dreimal konnte ich dieselben drei Monate hindurch an einem Orte fortsetzen: im Sommer 1859 in Neapel, im Winter $18\frac{56}{57}$ auf Lanzarote, und im Winter $18\frac{81}{82}$ auf Ceylon.

Reihen gegründeten, vergleichenden Uebersicht gewinnen, welche Schmidtlein über das Erscheinen grösserer pelagischer Thiere im Golfe von Neapel (während der Jahre 1875—77) gegeben hat (19, p. 120). Auch die Mittheilungen von Graeffe über Vorkommen und Erscheinungs-Zeit der Seethiere im Golfe von Triest enthalten in dieser Hinsicht sehr wichtige Notizen (20).

Die bedeutenden temporalen Schwankungen, welchen das Erscheinen der pelagischen Organismen unterliegt, und welche so grosse Unterschiede in Bezug auf Qualität und Quantität der Plankton-Composition bedingen, können in vier Gruppen eingetheilt werden: 1. jährliche, 2. monatliche, 3. tägliche und 4. stündliche Schwankungen. Ihre Ursachen sind mannichfaltig, theils meteorologisch, theils biologisch. Sie sind vergleichbar entsprechenden temporalen Oscillationen der terrestrischen Flora und Fauna, und hängen einerseits ab von klimatischen Bedingungen und meteorologischen Processen, andererseits von der wechselnden Lebensweise, insbesondere von den Verhältnissen der Fortpflanzung und Entwickelung. Wie die jährliche Entwickelung der meisten Landpflanzen an bestimmte Zeit-Verhältnisse gebunden ist, wie der Zeitpunkt ihrer Keimung und Blatt-Entwicklung, ihrer Blüthe und Fructification sich den meteorologischen Verhältnissen, den Jahreszeiten und anderen Existenz-Bedingungen „im Kampfe um's Dasein" angepasst hat, so ist auch die jährliche Entwickelung der meisten Seethiere durch bestimmte, erblich gewordene Gewohnheiten geregelt; auch bei ihnen ist der Einfluss der meteorologischen Schwankungen einerseits, der öcologischen Beziehungen andererseits von grösster Bedeutung für ihre periodische Erscheinung. Die meisten Organismen treten auch im Plankton nur periodisch auf, und nur sehr wenige Gruppen können zum „perennirenden Plankton" im Sinne von Hensen gerechnet werden (9, p. 1). Uebrigens giebt auch dieser Forscher die grosse Bedeutung der temporalen, „höchst auffallenden Schwankungen" in der Plankton-Composition theilweise zu (9, p. 29, 59); er erklärt sie zum Theil durch „Hungerperioden" (p. 53).

Jährliche Oscillationen. Die Plankton-Litteratur enthält bisher nur wenige sichere Angaben über die jährlichen Schwankungen, welchen das Erscheinen der pelagischen Thiere und Pflanzen unterliegt. Doch sind diese wenigen, auf eine Reihe von Jahren sich erstreckenden Mittheilungen von hohem Werthe, so namentlich diejenigen von Schmidtlein aus Neapel (19) und von

Graeffe aus Triest (20). Schon der erste Blick auf die Tabellen, welche der Erstere über das Erscheinen der pelagischen Thiere im Golfe von Neapel giebt, belehrt uns, wie auffallend verschieden sich die Mehrzahl derselben in mehreren auf einander folgenden Jahren verhält. Wie es gute und schlechte Weinjahre und Obstjahre giebt, so auch reiche und dürftige Plankton-Jahre. Mit Recht bemerkt aber Schmidtlein, dass andauernde, durch eine lange Reihe von Jahren fortgesetzte Beobachtungen erforderlich sind, um tiefere Einsicht in die Bedeutung der in diesen Tabellen verzeichneten jährlichen und monatlichen Schwankungen zu gewinnen. Derselben Ansicht ist auch Chun, der in seiner Monographie der Ctenophoren des Golfes von Neapel (p. 236) zeigt, wie sehr verschieden die Zahlen derselben in fünf auf einander folgenden Jahren sind. Graeffe, der sich auf eine vieljährige Beobachtungs-Reihe stützt, sagt von *Cotylorhiza tuberculata*, dass diese schöne Acalephe in der Adria manche Jahre gar nicht zu treffen ist, in anderen Jahrgängen hingegen vereinzelt oder gar nicht selten (aber stets nur in den drei Monaten Juli, August, September). Ebenso wechselnd ist das Vorkommen — „je nach den Jahrgängen“ — von *Umbrosa lobata* und von anderen Medusen. Von den sechs Ctenophoren-Arten des Golfes von Triest erscheint nur eine (*Eucharis multicornis*) jedes Jahr, die fünf anderen nur dann und wann. Aber nicht nur die Individuen-Massen, sondern „auch die Erscheinungszeiten pelagischer Thiere wechseln je nach den meteorologischen Verhältnissen der Jahresperioden“ (20, V, p. 361). Ich selbst kann diesen Satz voll bestätigen auf Grund der Beobachtungen, welche ich im Laufe meiner vieljährigen Medusen-Studien zu machen hatte. Viele von diesen „launenhaften Schönen“ erscheinen an ein und demselben Orte der Mittelmeerküste (z. B. in Portofino, in Villafranca) im ersten Jahre massenhaft, im zweiten selten, im dritten gar nicht. Als ich im April 1873 im Golfe von Smyrna fischte, war derselbe voll von Schwärmen der grossen Pelagide *Chrysaora hyoscella*; als ich im April 1887 zum zweiten Male denselben Golf besuchte, konnte ich kein einziges Individuum jener prächtigen Meduse finden; dafür war der Golf erfüllt von Schaaren einer neuen, bisher nicht beschriebenen grossen Meduse, *Drymonema cordelia*. Tausende von dieser Cyaneide lagen bei Cordelio ausgeworfen am Strande [1]).

---

1) *Drymonema cordelia*, deren milchweisser Schirm einen halben Meter Durchmesser erreicht, werde ich demnächst näher schildern;

Monatliche Oscillationen. Die Jahreszeit ist für das Erscheinen sehr vieler pelagischer Thiere von ebenso grosser Bedeutung wie für die Blüthen-Entwickelung und Fruchtbildung der Landpflanzen. Viele grössere planktonische Thiere, Medusen, Siphonophoren, Ctenophoren, Heteropoden, Pyrosomen u. A. erscheinen nur in einem Monate oder während weniger Monate des Jahres; sie bilden das „periodische Plankton“ von Hensen. Im Mittelmeere sind viele pelagische Thiere im Winter häufig, während sie im Sommer gänzlich fehlen. Dieses „periodische Erscheinen pelagischer Thiere“ ist längst bekannt und vielfach erörtert; nicht so aber die wichtige Thatsache, dass auch diese ethoralen Perioden selbst bedeutenden Schwankungen unterliegen. Auch dafür geben die Tabellen von Schmidtlein (19) und die Notizen von Graeffe (20) wichtige Anhaltspunkte. Höchst unregelmässig verhalten sich darin besonders die Disconecten und andere Siphonophoren [1]). Die Ursachen der monatlichen Schwankungen liegen einerseits in den Verhältnissen der Fortpflanzung und Entwickelung, anderseits in der wechselnden Temperatur der Jahreszeiten, wie neuerdings namentlich Chun nachgewiesen hat (15, 16).

Tägliche Oscillationen. Jeder Naturforscher, der längere Zeit pelagische Thiere und Pflanzen am Meere selbst beobachtet und gefischt hat, weiss, wie ungleich ihr Erscheinen an verschiedenen Tagen ist, auch in derjenigen Periode des Jahres oder in demjenigen Monat, in welchem man täglich sie zu finden hoffen dürfte. In der Regel ist es bekanntlich das Wetter, welches die auffallenden Unterschiede der Erscheinung bedingt, und vor Allem der Wind. Bei lange andauernder Windstille bedeckt sich die Oberfläche des Meeres mit Schwärmen der verschiedensten pelagischen Geschöpfe; in langen ölglatten Strassen erscheinen die wunderbarsten Zoocorrenten; sobald aber ein frischer Wind lebhafte Wellenbewegung erzeugt, taucht die Mehrzahl wieder in die

---

sie unterscheidet sich in der Bildung der Gonaden und Mundarme, wie in mehreren anderen Punkten von der adriatischen Species, die ich als *Drymonema Victoria* (= *dalmatinum*) beschrieben habe (29, II).

1) Von den Disconecten (*Porpita* und *Velella*) konnte Chun während eines siebenmonatlichen Aufenthaltes auf den Canarischen Inseln ($18\frac{87}{88}$) kein einziges Exemplar finden; sie sollen nach ihm erst im Hochsommer (Juli — September) erscheinen. Hingegen beobachtete ich auf Lanzarote einen vereinzelten Schwarm dieser Disconecten mitten im Winter, im Februar 1867.

ruhige Tiefe, und wenn heftiger Sturm die tieferen Schichten aufwühlt, verschwindet alles Leben tagelang von der Oberfläche. Viele Thiere des Plankton (besonders oceanische) sind auch gegen Süsswasser-Zufluss sehr empfindlich und verschwinden daher sofort bei heftigen Regen. Warmer Sonnenschein lockt die Einen an die Oberfläche, während er die Anderen in die Tiefe treibt. Dieser Einfluss des Wetters auf Qualität und Quantität der Plankton-Composition ist so bekannt, dass es nicht nöthig ist, Beispiele anzuführen. Auch HENSEN (9) hat vielfach seine Wirkung erfahren, ohne zu bedenken, wie sehr dadurch seine „exacte Methodik" gefährdet und ihr Erfolg illusorisch wird.

Stündliche Oscillationen. Viele pelagische Thiere erscheinen an der Oberfläche des Meeres nur zu einer bestimmten Stunde des Tages, oder nur während weniger Stunden, die einen am Morgen, die andern um Mittag, noch andere gegen Abend; den ganzen übrigen Theil des Tages ist nicht ein einziges Individuum dieser Art zu finden. Schon AGASSIZ hat vor dreissig Jahren merkwürdige Beispiele dafür aus der Classe der Medusen angeführt, und ich kann diesen aus meiner eigenen Erfahrung eine Anzahl anderer Beispiele anreihen. Aber auch viele andere pelagische Thiere (z. B. Siphonophoren, Heteropoden) kommen nur auf einzelne Stunden an die Oberfläche. Von den nyctipelagischen Pteropoden, Pyrosomen und vielen Crustaceen weiss man längst, dass ihre Schwärme nur zur Nachtzeit an die Oberfläche kommen und das Tageslicht fliehen. Andere Gruppen verhalten sich gerade umgekehrt. Aber erst die neueren ausgedehnten Beobachtungen, besonders von MURRAY (6), CHIERCHIA (8) und CHUN (15) haben uns belehrt, wie grosse Ausdehnung und Bedeutung diese stündlichen Schwankungen besitzen. Dass dieselben auf die Composition des Plankton von grösstem Einflusse sind, und dass diese demgemäss zu verschiedenen Tageszeiten sehr verschieden ist, bedarf keiner Ausführung. Wir müssen aber nochmals darauf hinweisen, wie sehr alle diese temporalen Oscillationen zu berücksichtigen sind, wenn die Gleichmässigkeit der Planktonvertheilung durch Beobachtung und Rechnung bewiesen werden soll. In der That bedingen schon sie allein vielfach auffallende Ungleichmässigkeit.

V. C. Klimatische Plankton-Differenzen.

Die zahlreichen Mittheilungen, welche ältere und neuere Beobachter über das Erscheinen grosser pelagischer Thierschwärme in den verschiedenen Gebieten des Oceans gemacht haben, lehren übereinstimmend, dass diese, den klimatischen Zonen entsprechend, eine verschiedene Zusammensetzung zeigen. So sind die arktischen Oceane characterisirt durch Massen von monotonem Plankton aus den Gruppen der Diatomeen, Beroiden, Copepoden, Pteropoden; Schwärmen, die oft nur aus Milliarden einer einzigen Art bestehen. In den Ocean-Gebieten der gemässigten Zone begegnen wir monotonem Plankton aus den Classen der Fucoideen, Noctiluken, Medusen, Ctenophoren, Salpen, Schizopoden u. s. w., bald aus einer, bald aus mehreren Arten zusammengesetzt. Im tropischen Ocean erscheinen die ungeheuren Bänke von monotonem Plankton, in welchem die Murracyteen, Oscillatorien, Physalien, Pyrosomen, Ostracoden den Character der schwimmenden oceanischen Bevölkerung bestimmen. Obwohl diese Thatsachen längst bekannt sind, ist doch bisher noch kein Versuch unternommen, sie chorologisch zu ordnen und die Characterzüge des Plankton in den klimatischen Zonen näher zu bestimmen. Doch glaube ich, — theils auf Grund der vorliegenden Berichte (besonders des Challenger und des Vettor Pisani), theils auf Grund meiner eigenen vergleichenden Untersuchungen (sowohl der Rabbe'schen als der Challenger-Sammlungen) schon jetzt einen wichtigen Satz dafür aufstellen zu können: Die Quantität des Plankton ist von den klimatischen Differenzen der Zonen wenig abhängig, die Qualität sehr abhängig, und zwar in der Weise, dass die Zahl der componirenden Species vom Aequator nach beiden Polen abnimmt.

Dieser Satz entspricht im Grossen und Ganzen den Verhältnissen, welche die klimatischen Differenzen der terrestrischen Fauna und Flora zeigen. Hier wie dort ist die Erklärung der Thatsache vor Allem in dem Einflusse der Sonne zu suchen, jenes „allmächtigen Schöpfers", welcher in der Tropen-Zone eine viel lebhaftere Wechselwirkung der Naturkräfte bedingt, als in den Polar-Zonen. Der „Stoffwechsel des Oceans" wird von den senkrecht auffallenden (und viel tiefer eindringenden!) Strahlen der Sonne nicht weniger gefördert, als der Stoffwechsel der terrestrischen Fauna und Flora; und wie hier die Masse und die Mannichfaltig-

keit der organischen Lebensformen weitaus am höchsten entwickelt ist, so ist es auch dort der Fall.

In auffälligen Gegensatz zu dieser bisher gültigen Ansicht stellt sich HENSEN, welcher in seinem Berichte über die Ergebnisse der „National-Expedition“ uns mit folgendem Satze überrascht: „Obgleich wir überall Plankton vorgefunden haben, war doch die Menge desselben unter und nahe den Tropen relativ gering, nämlich im Mittel acht Mal geringer, als im Norden bis zu den Neu-Fundlandbänken hinunter. Jeder einzelne dieser Fänge wird weit über hundert verschiedene Formen enthalten, aber die Armuth an Masse ist doch eine auffallend hervortretende, gesicherte Thatsache“ (22, p. 245). In dem merkwürdigen Berichte, welchen E. DU-BOIS-RAYMOND (am 23. Januar 1890) der Berliner Akademie über die Erfolge der „National-Expedition“ vorlegte, wird gesagt, dass über ihre wissenschaftlichen Ergebnisse „erst nach etwa drei Jahren vollständige Auskunft gegeben werden kann“, dann aber hinzugefügt: „Nur ein Haupt-Ergebniss mag hier vorweg genommen werden: Allen aus theoretischen Gründen gehegten Erwartungen entgegen zeigte sich in den tropischen Gewässern die Menge des Plankton überraschend gering“ (21, p. 87).

Da HENSEN mit diesem „Hauptergebniss“ der National-Expedition zu den bekannten Erfahrungen des Challenger, des Vettor Pisani und vieler anderen Expeditionen in schroffen Gegensatz tritt, müssen wir zunächst wieder die empirischen Grundlagen prüfen, auf welche sich seine Behauptung stützt. Da ergiebt sich denn, dass er als solche nur die Ergebnisse seiner „Streiftour“ durch einen Theil des Atlantischen Oceans betrachtet, auf welcher der Aufenthalt in der Tropen-Zone kaum zwei Monate umfasste. Die Resultate, die er hier von seiner Plankton-Fischerei erhielt, und die offenbar in Folge zufälliger Verhältnisse aussergewöhnlich dürftig ausfielen, sollen die Beobachtungen widerlegen, welche auf dem „Challenger“ und dem „Vettor Pisani“ während eines Tropen-Aufenthaltes von zusammen vier Jahren, in den verschiedensten Theilen der drei grossen Oceane, angestellt worden sind. Es ist wohl nicht zu viel gesagt, wenn wir hier diese Art der Schlussfolgerung von HENSEN für unvorsichtig und die „exacte Methodik“, welche dieselbe durch Zahlen begründen will, für unbrauchbar erklären.

Meine eigene vergleichende Untersuchung der reichen Plankton-Sammlungen, welche MURRAY und RABBE aus den verschiedensten

Theilen der drei grossen Oceane mitgebracht haben, hat mich überzeugt, dass der Tropen-Ocean nicht allein qualitativ (durch Mannichfaltigkeit und Zahl der planktonischen Arten und Gattungen) viel reicher ist, als der Ocean der gemässigten und kalten Zonen, sondern dass er diesem auch quantitativ (durch massenhafte Verbreitung und schaarenweise Anhäufung der Individuen) nicht nachsteht. Allerdings darf man dabei nicht bloss die Oberfläche des tropischen Oceans in Betracht ziehen (obgleich auch diese oft äusserst dicht bevölkert ist), sondern auch die tieferen zonarischen Gebiete. Denn gerade in der Tropen-Zone giebt es zahlreiche nyctipelagische Organismen, welche tagsüber die Gluth der senkrecht einfallenden Sonnenstrahlen fliehen und in kühlere, mehr oder weniger tiefe Wasserschichten sich zurückziehen. Bei Nacht aber erscheinen diese bathypelagischen Thiere und Pflanzen in so ungeheuren Schaaren an der Oberfläche, dass sie an Massenhaftigkeit nicht zurückbleiben gegen die bekannten „unermesslichen Schwärme“ pelagischer Organismen in der gemässigten und kalten Zone.

Während meiner Fahrt durch das Tropen-Gebiet des Indischen Oceans — ebensowohl auf der Hinreise nach Ceylon (über Bombay) als auf der Rückreise (über Socotora) bewunderte ich auf der spiegelglatten Oberfläche fast täglich den grossen Reichthum des pelagischen Lebens. Nachts war „der ganze Ocean, soweit das Auge reichte, ein zusammenhängendes funkelndes Lichtmeer“ (25, p. 52). Das leuchtende Wasser, welches wir Nachts auf's Geradewohl mit Eimern von der Oberfläche schöpften, zeigte ein so dichtes Gewimmel von zusammengedrängten nyctipelagischen Leuchtthieren (Ostracoden, Salpen, Pyrosomen, Medusen, Pyrocysten), dass wir beim Glanze dieses pelagischen Lichtes in dunkler Nacht deutlich die Schrift eines Buches lesen konnten; die zusammengedrängten Massen von Individuen waren nicht weniger bedeutend, als ich sie im Mittelmeer so oft in den Correnten von Messina angetroffen hatte. Welche Massen von Nahrung hier das Plankton auch grösseren Thieren liefern muss, zeigten die Schaaren von grossen Medusen und von fliegenden Fischen, welche unser Schiff tagelang begleiteten. Und diese Massen bedeckten grosse Flächen des offenen Indischen Oceans, mitten zwischen Aden und Ceylon. Ebensolche Plankton-Massen besitze ich durch die Güte des Capitain Rabbe aus anderen tropischen Theilen des Indischen Oceans, zwischen Madagascar und den Cocos-Inseln, zwischen diesen und dem Sunda-Archipel. Einer wunderbar

reichen und dichten Plankton-Masse begegnete ich in einem pelagischen Corrente der Südwest-Monsun-Trift, fünfzig Seemeilen südlich vom Donnerkap, der Südspitze von Ceylon[1]); ich habe den Reichthum desselben in meinen „Indischen Reisebriefen“ erwähnt (25, p. 275).

Dass auch der Tropen-Gürtel des Atlantischen Oceans einen ungeheuren Reichthum an Plankton besitzt, geht aus vielen älteren Angaben, besonders aber aus den Erfahrungen des Challenger hervor. Mitten im Atlantischen Ocean, zwischen den Cap Verden und Brasilien, beobachtete MURRAY colossale Massen von pelagischen Thieren; und wenn sie bei Tage an der Oberfläche spärlich waren, fanden sie sich stets unterhalb derselben, in Tiefen von 50—100 Faden und mehr (6, p. 195, 218, 276 etc.); Nachts stiegen sie an die Oberfläche und erfüllten das Meer weit und breit mit leuchtendem Glanze (p. 170, 195 etc.). „Auf der ganzen Fahrt längs des Guinea-Stroms und Aequatorial-Stroms war das pelagische Leben äusserst reich und mannichfaltig, sowohl in Hinsicht auf die Massen der Individuen als der Species, viel mehr als irgendwo anders im nördlichen oder südlichen Theil des Atlantischen Oceans. Die grössten Massen wurden im Guinea-Strom während Windstille beobachtet, wo das Meer buchstäblich von Leben wimmelte“ (p. 218). Dieser erstaunliche Reichthum an Plankton wurde in der ganzen Breite des atlantischen Tropen-Gürtels im August und September 1873 beobachtet; er war aber nicht geringer, als der Challenger auf der Rückfahrt, im März und April 1876, den östlichen Theil desselben Gebiets passirte, zwischen Tristan d'Acunha und den Cap Verden. „Wenn das Wetter ruhig war, zeigte sich ein ausserordentlicher Ueberfluss des pelagischen Lebens an der Oberfläche. Oscillatorien bedeckten die See meilenweit und ungeheure Massen von Radiolarien (*Collozoum*) erfüllten die Netze“ (p. 930). Mit diesen und anderen Angaben des Challenger stimmen diejenigen des „Vettor Pisani“ ganz überein: „Die Zone der äquatorialen Calmen ist über alle Maassen reich an organischem Leben; bisweilen erscheint das Wasser gallertartig coagulirt, auch für das Gefühl; es ist unmöglich, die Massen der

1) Ein Theil der neuen pelagischen Thier-Arten, welche ich in diesem erstaunlich reichen oceanischen Corrente auffand, ist in meinen „Reports on the Siphonophorae and Radiolaria of H. M. S. „Challenger“ beschrieben worden.

mannichfaltigen bunten Formen zu bestimmen (8, p. 31). Mit Enthusiasmus schildert CHIERCHIA das wunderbare Schauspiel, welches Nachts der leuchtende Ocean darbot, „ein Meer von Licht, welches sich bis zum ganzen Horizont ausdehnte“ (p. 32, 53 etc.). Die zahlreichen Plankton-Proben, welche ich selbst aus dem atlantischen Tropen-Gürtel untersucht habe, zeichnen sich zum grösseren Theil durch ausserordentlich reiche Composition aus, besonders diejenigen zwischen Ascension und den Canarischen Inseln (Challenger-Stationen 345—353, vor allen die beiden äquatorialen Stationen 347 und 348). Uebrigens gehören auch die canarischen Correnten, welche ich drei Monate hindurch in Lanzarote untersuchte, und deren fabelhaften Reichthum ich schon oben erwähnt habe (p. 244), bereits zum Gebiete der tropischen Passat-Trift.

Nicht geringer aber als im Tropen-Gebiet des Atlantischen und Indischen Oceans ist der Massen- und Formen-Reichthum des Plankton in der Tropen-Zone des Pacifischen Oceans. In den verschiedensten Theilen dieses Gebietes segelte der Challenger durch „dichte Bänke von pelagischen Thieren“. Zwischen den Neu-Hebriden und Neu-Guinea „wimmelte die Oberfläche des Wassers und seine tieferen Schichten von Leben; alle die gewöhnlichen tropischen Formen wurden in grossem Ueberfluss gefunden. Die Liste der Thiergattungen war fast dieselbe, wie in der atlantischen Tropenregion (p. 218, 219); aber es zeigten sich beträchtliche Unterschiede in der relativen Häufigkeit der Arten“ (6, p. 521). Bei den Philippinen zeigte das Wasser „eine ganz ungewöhnliche Masse und Mannichfaltigkeit von oceanischen Oberflächen-Thieren“ (p. 662). Auf der Fahrt von den Admiralitäts-Inseln nach Japan war die oceanische „Fauna und Flora der Oberfläche allenthalben ganz besonders reich und massenhaft. In der Gegend des äquatorialen Gegenstromes, zwischen dem Aequator und den Carolinen, wurden pelagische Foraminiferen und Mollusken in solchen Massen im Oberflächen-Netz gefangen, dass sie darin alles früher Beobachtete übertrafen“, u. s. w. (p. 738). Auf der Fahrt durch den Central-Theil des tropischen Pacifik, von Honolulu nach Tahiti, zwischen 20° N. Br. und 20° S. Br., „war der Auftrieb des Taunetzes allenthalben sehr reich; der Ueberfluss des organischen Lebens im äquatorialen Strom und Gegenstrom ist sehr bemerkenswerth, sowohl hinsichtlich der Zahl der Arten als der Individuen“ (p. 776). Aus diesem

wunderbar reichen Gebiete, welches unter allen Theilen des tropischen Oceans am weitesten von allen Continenten entfernt ist, stammen die absolut reichsten Plankton-Proben, welche ich jemals untersucht habe, die geradezu fabelhaften Sammlungen, welche der Challenger von seinen Stationen 262—280 mitgebracht hat. Als ich im Herbst 1876 diese Plankton-Massen zuerst sah, war mein Erstaunen gross; es wuchs aber in's Grenzenlose, als ich nachher jahrelang die denselben entnommenen Präparate untersuchte und Hunderte von neuen pelagischen Thierarten in denselben auffand. Der wunderbar reiche Radiolarien-Schlamm, welchen der Challenger auf den central-pacifischen Stationen 263—274 (aus 2000 bis 3000 Faden Tiefe) gehoben hat, ist nur der Kiesel-Rest jener Plankton-Massen, aus denen alle organischen Bestandtheile geschwunden und die Kalkschalen grösstentheils durch die Kohlensäure der Tiefen-Ströme gelöst sind [1]). Die zahlreichen Oberflächen-Präparate, welche MURRAY auf dieser denkwürdigen planktonischen Entdeckungs-Fahrt durch den Central-Pacifik an Ort und Stelle angefertigt und in Canada-Balsam conservirt hat, sind die absolut reichsten Plankton-Präparate, die ich überhaupt je untersucht habe; vor Allen diejenigen der Stationen 266—274, zwischen 11° N. Br. und 7° S. Br.; die reichste von allen Stationen ist 271, fast unter dem Aequator gelegen (0° 33′ S. Br.; 152° 56′ W. L.). Ich habe diese Präparate seitdem vielen Collegen und Freunden mikroskopischer Studien gezeigt, niemals ohne dass diese das lebhafteste Erstaunen über die neue, in ihnen verborgene „Wunderwelt" äusserten. Scherzhafter Weise wurden dieselben die „Mira-Präparate" genannt. (Vergl. 4, §§ 228—235.)

Der wunderbare Plankton-Reichthum des tropischen Pacifik wird ebenso durch die vielfältigen Beobachtungen von CHIERCHIA bestätigt: „Die Quantität und Qualität der Organismen, welche die tropischen Meeres-Regionen bewohnen, übersteigt jede Vorstellung" (8, p. 75). Unglaubliche Massen von pelagischen Thieren aller Gruppen wurden mitten im tropischen Pacifik beobachtet, zwischen Callao und Hawai,

---

1) Von diesem Radiolarien-Schlamm sind sechzehn verschiedene Proben (gegen tausend verschiedene Arten umfassend) in der käuflichen „Radiolarien-Collection" (1890) enthalten, welche ich oben erwähnt habe (p. 293, Anm.). Die acht reichsten derselben (Nr. 20—27) gehören dem tropischen Central-Pacifik an (Stationen 265—274).

zwischen Honolulu und Hongkong; und so nicht allein an der Oberfläche, sondern in den verschiedensten Tiefen, bis zu 4000 m. Die Masse der Tiefsee-Siphonophoren war hier so enorm, dass niemals das Senkloth heraufgezogen wurde, ohne von abgerissenen Tentakeln derselben umwickelt zu sein (p. 85). Während der 40-tägigen Fahrt von Peru nach Hawai brachte die pelagische Fischerei, sowohl an der Oberfläche als bis zu 4000 m Tiefe, „eine solche Masse von verschiedenen Organismen zu Tage, dass sie Jedem fast unmöglich erscheinen musste, der nicht mit eigenen Augen die Arbeit verfolgte" (8, p. 88). Ebenso wurden im Chinesischen Meere und im Sunda-Archipel ungeheure Massen von Plankton angetroffen.

Es wird mir gestattet sein, hier den allgemeinsten Eindruck über den relativen Plankton-Reichthum der verschiedenen Ocean-Gebiete zusammenzufassen, welchen ich durch das vergleichende Studium von vielen Tausend Plankton-Präparaten gewonnen habe: Die pelagische Fauna und Flora der Tropen-Zone ist reicher an verschiedenen Lebensformen als diejenige der gemässigten Zone, und diese wiederum reicher als die der kalten Zone des Oceans; das gilt ebenso für das oceanische wie für das neritische Plankton; allenthalben ist das neritische Plankton mannichfaltiger zusammengesetzt als das oceanische. Der Reichthum an Individuen-Massen kann in keinem dieser Gebiete absolut grösser genannt werden als in den anderen, da die Massen-Entwickelung zu sehr von localen und temporalen Bedingungen abhängig und im Ganzen nach Ort und Zeit höchst ungleichmässig ist. Zählungen der Individuen können in dieser Beziehung gar Nichts beweisen.

V. D. Correntische Plankton-Differenzen.

Die weitaus wichtigsten von allen Ursachen, welche die wechselnde und ungleichmässige Vertheilung des Plankton im Meere bedingen, sind die Meeresströmungen. Die fundamentale Bedeutung dieser Correnten für alle Plankton-Studien ist allgemein anerkannt, und neuerdings durch Murray (6) und Chierchia (8) vielfach erörtert und erläutert. Auch die Zoologen der Kieler Plankton-Expedition haben sich dieser Einsicht nicht verschliessen können; Brandt hebt „die Bedeutung der Meeresströme als Mittel und Schranken der Verbreitung von Plankton-Organismen" gebührend hervor und constatirt, dass „in den verschiedenen atlantischen Strömen stets zahlreiche Formen auftreten,

die in den vorher durchlaufenen Gebieten fehlten“ (23, p. 518). Ebenso erwähnt HENSEN die „aussergewöhnlich grossen Plankton-Fänge, welche durch besondere Strömungen zugeführt wurden“.

Ich selbst habe die hohe Bedeutung der Meeresströmungen und ihren directen Einfluss auf die Composition des Plankton schon vor dreissig Jahren näher kennen gelernt, als ich in Messina sechs Monate hindurch fast täglich in der Barke ausfuhr, um den reichen pelagischen Schätzen der Meerenge nachzustellen (3, p. 172). Die periodische starke Meeresströmung, welche dort unter dem Namen des Corrente oder der Rema den Messinesen bekannt ist, tritt täglich zweimal in den Hafen ein und führt ihm jene unerschöpflichen Schätze von pelagischen Thieren zu, welche seit JOHANNES MÜLLER die Bewunderung und Forschungslust aller dorthin reisenden Naturforscher erregt haben. Nicht minder auffällig trat mir die planktonische Bedeutung der localen Meeresströmungen später in Lanzarote entgegen, wo die „Zaïn“-Ströme des canarischen Meeres ebenfalls einen ausserordentlichen Reichthum an pelagischen Thieren mit sich führen; mein Reisegefährte RICHARD GREEFF hat diese „Meeresströmungen als Thierstrassen“ sehr anschaulich beschrieben (18, p. 307). Während meiner zahlreichen pelagischen Fahrten im Mittelmeere blieb es stets meine erste Sorge, die Verhältnisse der Correnten zu erforschen, und ich habe an den verschiedensten Theilen seiner Küsten — von Gibraltar bis zum Bosporus, von Corfu bis Rhodos, von Nizza bis Tunis — mich immer mehr von dem maassgebenden Einflusse überzeugt, welchen sie auf die Zusammensetzung und Vertheilung des Plankton ausüben.

Obwohl die fundamentale Wichtigkeit der Meeresströmungen für die verschiedensten Fragen der Oceanographie jetzt allgemein anerkannt wird, ist doch bisher wenig geschehen, um ihre Bedeutung für die Planktologie im Einzelnen zu verfolgen. Wie mir scheint, müssen wir hier mit Rücksicht auf unser Thema vor Allem unterscheiden: 1) die Halicorrenten (die grossen oceanischen Strömungen), 2) die Bathycorrenten (die mannichfaltigen Tiefen-Strömungen oder Unterströme), 3) die Nerocorrenten (die littoralen Strömungen oder localen Küstenströme) und 4) die Zoocorrenten (die localen Plankton-Strömungen oder verdichteten Thierstrassen).

Halicorrenten oder Ocean-Ströme. Die ungleichmässige Vertheilung des Plankton im Ocean wird in grossem Maassstabe

vor Allem durch die oceanischen Strömungen bewirkt. Im Allgemeinen darf hier wohl als anerkannt der Satz gelten, dass die grossen Ocean-Strömungen, die wir kurz als Halicorrenten bezeichnen, eine grössere Anhäufung von schwimmenden Organismen bedingen und mithin an Plankton reicher sind, als die Halistasen oder „Stromstillen", die ausgedehnten Gebiete, welche von jenen umschlossen und relativ strömungsfrei sind. Schon seit langer Zeit ist der grosse Reichthum an Plankton bekannt, durch welchen sich der Golfstrom an der Ostküste von Nord-Amerika, der Falkland-Strom an der Ostküste von Süd-Amerika, und der Guinea-Strom an der Westküste von Central-Afrika auszeichnen. Weniger bekannt und untersucht, als diese atlantischen Ströme, aber auch sehr reich an verschiedenem Plankton sind die grossen Strömungen des Indischen und Pacifischen Oceans: die Monsun-Ströme an der Südküste von Asien, der Mosambik-Strom an der Ostküste von Süd-Afrika, der Schwarze Strom von Japan, der Peru-Strom an der Westküste von Süd-Amerika, u. s. w. Es ist sehr schwierig, aus den zahlreichen zerstreuten Angaben über die pelagische Fauna und Flora dieser grossen Ocean-Correnten sich ein allgemeines Bild derselben zusammenzustellen. Soweit dies aber bis jetzt möglich ist, glaube ich daraus den Schluss ziehen zu dürfen, dass allgemein das Plankton der Halicorrenten sowohl in qualitativer als quantitativer Beziehung reicher ist als das Plankton der Halistasen, oder der grossen oceanischen Seebecken, welche rings von den grossen Strömungen und Gegenströmungen umflossen sind, und welche auf jeder neueren Karte der Seeströmungen auf den ersten Blick entgegentreten [1]).

Indem ich diesen Satz vertrete, stütze ich mich vor Allem wieder auf die reichen Erfahrungen der beiden wichtigsten Plankton-Expeditionen, des Challenger (6) und des Vettor Pisani (8); dem-

---

1) Die systematische biologische Untersuchung der Halistasen und ihre Vergleichung mit den Halicorrenten scheint mir eines der nächsten und dringlichsten Probleme der Planktologie — und weiterhin auch der Oceanographie — zu bilden. Abgesehen von den kleineren und wenig untersuchten Halistasen des arktischen und antarktischen Gebietes, dürften im Ganzen fünf grosse Stromstillen zu unterscheiden sein, nämlich 1. die nordatlantische Halistase (mit der Sargasso-See); 2. die südatlantische (zwischen Benguela- und Brasil-Strömung); 3. die indische (zwischen Madagascar und Australien); 4. die nordpacifische (zwischen Californien und China), und 5. die südpacifische Halistase (zwischen Chili und Tahiti).

nächst aber auch auf meine eigene vergleichende Untersuchung von mehreren Hundert Plankton-Proben, welche theils von MURRAY, theils von Capitän RABBE in den verschiedensten Gebieten der drei grossen Oceane gesammelt wurden. Der Plankton-Reichthum der grossen Halicorrenten ist am auffallendsten da, wo sie am schmalsten sind, wo also die darin zusammengestaute Masse von schwimmenden Thieren und Pflanzen am dichtesten zusammengedrängt wird. Hier ist zugleich höchst merkwürdig der Gegensatz, welchen die reiche pelagische Fauna und Flora der Strömung in qualitativer und quantitativer Beziehung zu der dürftigen Bevölkerung der unmittelbar angrenzenden Halistase bildet. Wie die Temperatur und oft selbst die Farbe des Seewassers in beiden Nachbargebieten auffallend verschieden und oft scharf gesondert sind, so auch die Zusammensetzung ihrer pelagischen Thier- und Pflanzen-Welt. So beobachtete MURRAY einen starken Contrast zwischen der kühlen grünen Küsten-Strömung und dem wärmeren tiefblauen Ocean-Wasser, als der Challenger zwischen Juan-Fernandez und Valparaiso sich der Küste von Chili näherte, und entsprechend trat ein plötzlicher Wechsel der pelagischen Fauna ein, indem die oceanischen Globigerinen verschwanden und in grosser Menge die neritischen Diatomeen, Infusorien und Hydromedusen erschienen (6, p. 833).

Sehr auffallend war dieser Wechsel, als der Challenger (bei Station 240, am 21. Juni 1875) den warmen „Schwarzen Strom" von Japan verliess und in die südlich anstossende kalte Stromstille übertrat (unter 35° N. Br., 153° Ö. L.). Grosse polymikte Massen von planktonischen Bewohnern des ersteren wurden hier durch den schroffen Temperatur-Wechsel getödtet und durch die monotone Copepoden-Fauna der kalten Halistase ersetzt (6, p. 758). Auch auf der weiteren Fahrt durch den Japan-Strom zeigte der Plankton-Inhalt der Taunetze deutlich die Nachbarschaft von zwei verschiedenen Correnten an: „in den kalten Strömen erschien eine viel grössere Menge von kleinen Diatomeen, Noctiluken und Hydromedusen, als in den wärmeren Strömen, wo die reichere pelagische Thierwelt (Radiolarien, Globigerinen) dieselbe blieb, welche der Challenger von den Admiralitäts-Inseln bis Japan beobachtet hatte." Viele ähnliche Fälle kamen während der Fahrt vor, wo die Annäherung an die Küste oder die Gegenwart von Küsten-Strömungen durch den Inhalt der Taunetze angezeigt wurden (6, p. 750).

Aehnliche Beobachtungen über den Plankton-Reichthum der oceanischen Strömungen, wie WYVILLE THOMSON und MURRAY auf

dem Challenger (6), machten PALUMBO und CHIERCHIA auf dem Vettor Pisani (8). Der Letztere hebt ganz besonders die grosse Bedeutung derselben hervor und die massenhafte Anhäufung pelagischer Thiere in beschränkten Stromgebieten. „Es ist eine Thatsache, dass man im Allgemeinen bei der Fahrt durch den Ocean grosse Massen von Individuen einer Art auf relativ engen Räumen zusammengedrängt findet, und zwar von Organismen, welche wegen ihrer geringen Körpergrösse nicht zu ausgiebigen Bewegungen befähigt sind. Ueberdies ist es auch eine Thatsache, dass, wenn das Schiff sich inmitten eines der grossen oceanischen Ströme befindet, die pelagische Fischerei die glänzendsten Resultate giebt (8, p. 109). Es ist ganz gewiss, dass die Untersuchungen über die Verbreitung der pelagischen Organismen nicht werden fortschreiten können, ohne dass zugleich das Studium der Strömungen, der Temperatur und der Dichtigkeit des Wassers gleichmässig fortschreitet (8, p. 110).

Auch den Theilnehmern der Kieler „National"-Expedition (1889) konnte die grosse Ungleichmässigkeit der Plankton-Vertheilung im Occan und die Bedeutung der oceanischen Strömungen für dieselbe nicht entgehen. „Schon während der Fahrt konnte constatirt werden, dass in den verschiedenen atlantischen Strömen stets zahlreiche Formen auftraten, die in den vorher durchlaufenen Gebieten fehlten. Die Verhältnisse liegen jedoch viel verwickelter (!), als wir vorher angenommen hatten" (23, p. 518). Merkwürdig ist aber, wie HENSEN, der Leiter dieser Plankton-Expedition, die massenhafte Anhäufung der pelagischen Organismen in einzelnen Strom-Gebieten auffasst und für seine Theorie von der gleichmässigen Vertheilung des Plankton verwerthet: „Die Prüfung der Volumina des Plankton ergiebt, dass fünfmal im Norden, einmal nördlich von Ascension, ausser-gewöhnlich grosse Fänge (!) gemacht wurden. Diese müssen durch besondere Strömungen in unser Gebiet geführt worden sein und können daher zunächst ausser Betracht bleiben" (!) (9, p. 249).

Wie mir scheinen will, hätte HENSEN besser gethan, diese und andere von ihm beobachtete Thatsachen über die ungleichmässige Plankton-Vertheilung gehörig zu berücksichtigen, ehe er seine grundlegende, allerdings schlecht dazu passende Theorie von der Gleichmässigkeit derselben aufbaute. Es wäre das um so mehr zu erwarten gewesen, als er schon bei seinen ersten oceanischen

Plankton-Studien (1887) selbst vielfach „auffallende Ungleichmässigkeit“ beobachtete, und seine eigenen Zahlen-Tabellen dafür viele Beweise liefern. Indem er mehrfach die ungeheuren Medusen-Schwärme erwähnt und diese „ganz übermässigen Anhäufungen für räthselhaft“ erklärt, fügt er hinzu: „Solche Stellen müssen bei dieser Fischerei vermieden werden“ (! 9, p. 27, 65). Als HENSEN später, bei Vergleichung der verschiedenen Copepoden-Fänge (eines der wichtigsten Plankton-Bestandtheile!) findet, „dass die Vertheilung des Plankton im Ocean sehr ungleichmässig ist und die Zusammensetzung desselben seinen allgemeinen Vorstellungen über das Naturleben ziemlich stark widerspreche“ (9, p. 52), hält er für das Beste, dass diese Fänge, die „so sehr anderer Art sind, aus der Betrachtung ausgeschieden werden“ (p. 51, 53). Auch bei *Sagitta*, die HENSEN mit den Copepoden zu dem gleichmässigen perennirenden Plankton rechnet, findet er „durchaus nicht die Gleichmässigkeit, die man erwarten möchte, vielmehr höchst auffallende Schwankungen“ (p. 59). Dieselbe „überraschende Ungleichmässigkeit“ — „Schwankungen bis zum Zehnfachen“! — findet er bei den Daphniden (p. 54, 56), und Hyperiden (p. 57), bei den pelagischen Larven der Schnecken und Muscheln (p. 57, 58), bei den Appendicularien und Salpen (p. 63, 64), den Medusen und Ctenophoren (p. 64, 65), den Tintinnoiden (p. 68) und Peridineen (p. 71), sogar bei den Diatomeen (p. 82) — kurz, bei fast allen Gruppen von pelagischen Organismen, welche durch massenhafte Production von Individuen wichtig für das Plankton sind, und bei welchen HENSEN seine mühselige Zähl-Methode behufs quantitativer Plankton-Analyse anwendete. Wenn man freilich alle diese Fälle von auffallender Ungleichmässigkeit „aus der Betrachtung ausscheidet“ (— weil sie nicht zu der theoretisch vorausgesetzten Gleichmässigkeit der Plankton-Composition passen —), dann muss schliesslich die letztere sich auch durch Zahlen beweisen lassen.

Bathycorrenten oder Tiefen-Ströme. Erst durch die neueren Untersuchungen, vor Allen der Engländer (CARPENTER, WYVILLE THOMSON, JOHN MURRAY u. A., 13, 14) sind wir mit der grossen Bedeutung der submarinen Correnten oder Tiefen-Strömungen bekannt geworden. Es hat sich herausgestellt, dass die Epicorrenten, oder die Strömungen der Oberfläche, uns durchaus keinen Schluss gestatten auf die darunter befindlichen Unter-Strömungen, die wir jenen als Bathycorrenten gegenüberstellen. Diese Unterströme können

in verschiedenen Tiefen des Oceans eine ganz andere Beschaffenheit, Richtung und Stärke haben als jene Oberströme; das gilt ebenso von den grossen oceanischen wie von den localen Küsten-Strömungen. Wenn schon das genauere Studium der Meeres-Strömungen an sich eine sehr schwierige Aufgabe ist und namentlich exacten Bestimmungen grosse Hindernisse in den Weg legt, so gilt das ganz besonders von den Tiefen-Strömungen. Hier müssen erst neue Mittel und Wege gefunden werden, um in das dunkle Labyrinth von sehr verwickelten physikalischen Vorgängen einzudringen. Nur das können wir schon jetzt sagen, dass die Bathycorrenten für die ungleichmässige Zusammensetzung und Vertheilung des Plankton von grösster Bedeutung sind. Seit wir durch die Entdeckungen von Murray (1875), Chierchia (1885) und Chun (1887) die Existenz und Bedeutung der zonarischen und bathybischen Fauna, und namentlich durch Chun die verticalen Wanderungen der bathypelagischen Thiere kennen gelernt haben, mussten selbstverständlich die verwickelten Verhältnisse der submarinen Correnten für die Planktologie eine ausserordentliche Bedeutung gewinnen. So wenig wir bisher auch Näheres über dieselben wissen, so geht doch zweierlei klar daraus hervor: Erstens, dass dieselben auf die localen und temporalen Oscillationen der Plankton-Composition von grossem Einflusse sind; und zweitens, dass es eine unhaltbare Illusion ist, wenn Hensen und Brandt glauben, mittelst ihres exact arbeitenden verticalen Plankton-Netzes „eine Wassersäule, deren Höhe und deren Grundfläche man genau berechnen kann, vollständig durchfiltrirt“ zu haben (23, p. 515). Denn man kann niemals sicher wissen, welche beträchtlichen Veränderungen im Plankton dieser Wassersäule eine oder mehrere Unterströmungen schon während des Heraufziehens des Vertical-Netzes bewirkt haben.

Nerocorrenten oder Küsten-Ströme. Während die Halicorrenten oder die grossen Ocean-Strömungen in erster Linie durch die Winde bewirkt werden und mit den Luft-Strömungen unserer Atmosphäre in unmittelbarem Zusammenhang stehen, ist dies bei localen Küsten-Strömungen nur theilweise der Fall; zum anderen Theil wirken hier eine Anzahl von localen Ursachen zusammen, die in den klimatischen und geographischen Verhältnissen der benachbarten Küste zu suchen sind. Bei reich gegliederten Küstenländern, bei inselreichen Archipelen u. s. w. gestaltet sich daher das Studium der Littoral-Strömungen zu einem sehr verwickelten

Problem. Die physikalische und geologische Beschaffenheit der Küsten-Gebirge und des Strandes, die Zahl und Stärke der einmündenden Flüsse, die Qualität und Qantität der Küsten-Flora u. s. w. sind hier wichtige Factoren. Den Fischern, Lootsen u. s. w. sind diese localen Küstenströme, die wir kurz Nerocorrenten nennen wollen, sehr wohl bekannt, und sie sind oft mit ihren Einzelheiten auf das Genaueste vertraut; wissenschaftlich sind dieselben aber erst zum kleineren Theil und in geringem Maasse näher untersucht. Für die Planktologie sind sie von sehr hohem Interesse und von nicht geringerer Bedeutung als die oceanischen Strömungen. Zunächst kommen dabei die wichtigen, oben angedeuteten Wechsel-Beziehungen des neritischen und des oceanischen Plankton in Betracht. Jeder, der längere Zeit an einem bestimmten Küsten-Punkte pelagische Fischerei getrieben hat, weiss, wie sehr der Ertrag derselben von der Beschaffenheit der Küste, von dem Laufe und der Ausdehnung der Küsten-Ströme bedingt ist. Meerengen, wie diejenigen von Messina und Gibraltar, Hafenbuchten, wie diejenigen von Villafranca und Portofino, liefern schon desshalb ungewöhnlich reiche Plankton-Erträge, weil in Folge der Littoral-Correnten eine Masse von schwimmenden Thieren und Pflanzen in dem beschränkten Raume zusammengetrieben und angehäuft werden. Das Volumen dieser aufgestauten Plankton-Massen ist oft zehnmal oder vielmal grösser, als dasjenige in den unmittelbar angrenzenden Meerestheilen. Umgekehrt ist die Plankton-Masse ausserordentlich arm an pelagischen Thieren und Pflanzen dort, wo durch Einmündung grosser Flüsse eine Menge von Süsswasser in das Meer eingeführt und sein Salzgehalt herabgesetzt wird. Schon Johannes Müller wies darauf hin, wie sehr der Ertrag der pelagischen Fischerei dadurch beeinträchtigt wird. Anderseits führen wieder die Flüsse tagtäglich eine Masse von organischen Substanzen ins Meer, welche den benthonischen Organismen als Nahrung dienen; und da das Benthos wieder zum Plankton in vielfachen Wechsel-Beziehungen steht, da meroplanktonische Thiere (wie die Medusen, die pelagischen Larven von Würmern, Echinodermen u. s. w.) einen beständigen Verkehr zwischen Beiden vermitteln, so ist leicht einzusehen, wie auch die Vertheilung der holoplanktonischen Thiere dadurch beeinflusst, und wie ungleichmässig dadurch die Composition des Plankton wird.

Zoocorrenten oder Plankton-Ströme. Zu den merkwürdigsten und wichtigsten Erscheinungen der marinen Biologie gehört die massenhafte Anhäufung von schwimmenden Körpern, welche lange und schmale Gassen von verdichtetem Plankton bilden, Alle Naturforscher, welche längere Zeit am Meere gearbeitet und das unregelmässige Erscheinen der pelagischen Organismen verfolgt haben, kennen diese sonderbaren Ströme, welche die italienischen Fischer allgemein mit dem Namen „Correnti“ belegen. Carl Vogt hat schon 1848 auf ihre grosse Bedeutung für die pelagische Fischerei hingewiesen (17, p. 303). Zur wissenschaftlichen Bezeichnung derselben und zu ihrer Unterscheidung von anderen Seeströmungen möchte ich den Ausdruck Zoocorrenten oder Zooremen vorschlagen [1]).

Die pelagischen Thiere und Pflanzen erscheinen in diesen Zoocorrenten so massenhaft angehäuft und so dicht gedrängt, wie etwa die menschliche Bevölkerung in den belebtesten Strassen einer grossen Handelsstadt. Millionen und aber Millionen kleiner Geschöpfe aus allen oben angeführten Gruppen planktonischer Organismen wimmeln bunt durcheinander und gewähren ein Schauspiel, von dessen Reiz man sich nur durch eigene Anschauung eine Vorstellung verschaffen kann. Schöpft man auf's Geradewohl mit dem Wasserglase eine Portion aus diesem bunten Gewimmel heraus, so ist nicht selten „die grössere Hälfte des im Glase enthaltenen Gemenges (eines wirklichen lebenden Thierbreies) von Thier-Volum, die kleinere von Wasser-Volum eingenommen“ (3, p. 171). Schon von weitem sind diese „wimmelnden Seethier-Strassen“ gewöhnlich an der spiegelglatten Beschaffenheit kenntlich, welche die Meeres-Oberfläche hier zeigt, während sie dicht daneben mehr oder weniger gekräuselt ist. Oft kann man einen solchen „öligen Thierstrom“, der gewöhnlich eine Breite von 5—10 Meter besitzt, weiter als einen Kilometer verfolgen, ohne eine Abnahme des dichten Thiergewimmels in demselben wahrzunehmen, während zu beiden Seiten desselben, rechts und links, das Meer fast leer ist, oder nur einzelne versprengte Nachzügler aufweist. In Messina, wie in Lanzarote war die Erscheinung der Zoocorrenten ganz besonders ausgeprägt. Mein Reisegefährte, Richard Greeff, hat die canarischen Thierströme so vortrefflich geschildert, dass ich seine Beschreibung hier wörtlich folgen lasse:

1) Rema (in Messina gebräuchlich) ist aus dem griechischen Wort ῥεῦμα abgeleitet, = Strömung. Vergl. 3, p. 172, Anmerkung.

„Unser Augenmerk richtete sich auf die höchst eigenthümlichen langen und schmalen Meeresströmungen, welche für die pelagische Fischerei mit dem feinen Netze von ganz besonderer Wichtigkeit sind. Blickt man nämlich bei ruhiger See, namentlich von einem höheren Standpunkte aus über die weite Wasserfläche hin, so sieht man hier und dort scharf markirte glänzende Streifen, die wie lange schmale Bänder die Oberfläche des Wassers durchkreuzen. Ihre Wege und die Stellen ihres Auftretens scheinen durchaus wechselnd und unregelmässig zu sein. Bald sind sie zahlreich, bald nur spärlich oder fehlen ganz, heute tauchen sie hier, morgen dort auf, die einen haben diese, die anderen eine entgegengesetzte oder die ersteren kreuzende Richtung. Zuweilen laufen sie auch lange neben einander oder verbinden sich zu einem einzigen Strom. Nähert man sich diesen Streifen, so gewahrt man, dass in denselben in der That eine von der Bewegung des umgebenden Wassers abweichende Strömung herrscht, und dass gerade hierdurch auch das glatte, bandartige Ansehen hervorgebracht wird. Sie machen den Eindruck von besonderen den Ocean durchschneidenden Flüssen mit eignem Flussbett und eignem Ufer, die trotz des grossen Wechsels in Zeit und Ort ihres Auftretens doch während des jedesmaligen oft nur kurzen Bestehens eine gewisse Selbständigkeit bewahren. Trifft man auf solche Ströme, die nicht allzu weit von der Küste entfernt sind, so sieht man, dass alle die kleineren leichteren Gegenstände, die sonst hier an der Oberfläche zerstreut umherschwimmen oder am Strande ausgeworfen werden, in dieselben hineingezogen werden. Holz- und Korkstücke, Stroh, vom Grunde losgerissene Algen und Tange u. dergl., Alles das treibt in bunter Reihe langsam in dem Strome fort. Neben diesen Dingen aber werden auch, und das ist für uns die wichtigste Erscheinung, alle die in den Bereich dieser Strömungen gelangenden Thiere hineingerissen und erfüllen sie oft in so grossen Massen, dass man versucht ist, zu glauben, es sei nicht bloss der mechanische Zug des schmalen Stromes, der eine solche Anhäufung von Thieren hervorgebracht, sondern dass die Letzteren willkürlich diese glatten ruhigen Strassen aufsuchen, vielleicht sogar im Zusammenhang mit gewissen Lebensäusserungen. Eine Fahrt über eine solche pelagische Thierstrasse bietet eine Fülle der interessantesten Beobachtungen. Ueber den Rand des Nachens gelehnt kann man Heerschau halten über die zahllosen bunten Meeresbewohner, die bald einzeln vorbeiziehen, so dass man sie in ihrer ganzen Eigenthümlichkeit mustern kann, bald in so dicht geschlossenen Haufen, dass sie bis einige Fuss tief unter der Oberfläche eine ununterbrochene Thierschicht zu bilden scheinen. Immerhin werden diese Thierstrassen, wo man sie im Meere antrifft, stets die sichersten und reichsten zoologischen Fundgruben für die sogenannte pelagische Fauna bilden, obgleich man natürlich bei ihrer grossen Wandelbarkeit und ihrer Abhängigkeit von ruhiger See niemals mit Bestimmtheit auf sie rechnen kann. Ebenso ist die Entstehung dieser merkwürdigen Strömungen und ihre Bedeutung für die Naturgeschichte des Meeres noch eine fast vollkommen dunkle, trotzdem sie fast in allen Meeren und unter günstigen Umständen täglich beobachtet werden können und auch den

Fischern von Arrecife unter dem Namen „Zain" bekannt waren (18, p. 307).

Obwohl die Zoocorrenten in den verschiedensten Theilen des Oceans vorzukommen scheinen, und schon oft das Erstaunen der Beobachter erregt haben, fehlt es doch noch an einer genaueren Untersuchung derselben. Was ich darüber aus eigener Erfahrung weiss und zum Theil auch durch andere Mittheilungen bestätigt finde, ist im Wesentlichen Folgendes: Die Zoocorrenten kommen sowohl im offenen Ocean als im Küstengebiet vor, vorzugsweise im Gebiete solcher Nerocorrenten, welche in Meerengen, zwischen Inseln oder längs eingeschnittener Küsten verlaufen. Sie sind abhängig vom Wetter, besonders vom Wind, und erscheinen in der Regel nur bei Windstille. Obgleich bei den neritischen Zoocorrenten der locale Verlauf mehr oder weniger constant ist, unterliegt er doch täglichen (oder selbst stündlichen) Schwankungen. Ihre Breite beträgt gewöhnlich zwischen 5 und 10 Meter, anderemale 20—30 Meter und mehr; ihre Länge bald nur einige Hundert Meter, bald mehrere Kilometer. Oceanische Thierströme erreichen viel grössere Ausdehnung. Ihre Zusammensetzung ist bald polymikt, bald monoton; oft von Tag zu Tag wechselnd. Höchst auffallend ist die scharfe Abgrenzung der glatten, dichtbevölkerten Thierstrassen, besonders wenn das wenig belebte und planktonarme Wasser zu beiden Seiten schwach vom Winde gekräuselt wird. Welche Ursachen zusammenwirkend diese massenhaften Anhäufungen bedingen, ist uns heute noch ganz dunkel; gewiss werden Wind und Wetter dabei eine Rolle spielen, oft auch Ebbe und Fluth; ferner locale Verhältnisse des betreffenden Meeres-Gebiets, insbesondere temporale Local-Strömungen. In ähnlicher Weise, wie Wirbelwinde auf den Strassen die daselbst verbreiteten Massen von Staub und kleineren Gegenständen zusammentreiben, und als Staubsäule in die Höhe führen, können auch submarine Wirbelströme die bathypelagischen Plankton-Massen dicht zusammendrängen und zum Meeresspiegel emportreiben. Wahrscheinlich sind aber auch verwickelte ökologische Beziehungen dabei mit im Spiele, z. B. plötzliche gleichzeitige Massen-Entwickelung von Eiern einer Thier-Art. Die genaue Erforschung der Zoocorrenten ist eines der dringendsten Probleme der Planktologie.

VI. Methoden der Planktologie.

Die neuen Gesichtspunkte und Methoden, welche seit drei Jahren durch Professor HENSEN in die Planktologie eingeführt sind, und deren ich bereits gedacht habe (p. 239—241), verfolgen als Hauptzweck die quantitative Analyse des Plankton, d. h. die möglichst exacte Bestimmung der Massen von organischer Substanz, welche die schwimmenden Organismen des Meeres produciren. Um diese Aufgabe zu lösen und der damit verknüpften Frage vom „Stoffwechsel des Oceans" näher zu treten, erfand HENSEN eine neue mathematische Methode, die hauptsächlich darin gipfelt, die Individuen von Thieren und Pflanzen zu zählen, welche den Ocean bevölkern; wir können diese neue Methode kurz als die oceanische Populations-Statistik von HENSEN bezeichnen. Welchen hohen Werth dieser unermüdliche Physiologe seiner neuen arithmetischen Methode beimisst, geht aus der ausführlichen Erörterung hervor, welche er derselben in seiner ersten Mittheilung widmet (9, p. 2—33), aus der bewunderungswürdigen Geduld, mit welcher derselbe monatelang die einzelnen Diatomeen, Peridineen, Infusorien, Crustaceen und andere pelagische Individuen in den einzelnen Zügen des Müller-Netzes gezählt hat, und aus den langen Zahlen-Tabellen, Zählungs-Protocollen und Fang-Verzeichnissen, welche er seiner ersten, 1887 erschienenen Plankton-Abhandlung angehängt hat.

Jeder gewöhnliche pelagische Zug mit dem Müller-Netze oder Taunetze bringt Tausende von lebenden Wesen aus dem Meere herauf, unter günstigen Umständen Hunderttausende und Millionen von Individuen [1]). Wie mühsam und zeitraubend die Zählung dieser (grösstentheils mikroskopischen) Organismen ist, geht daraus hervor, dass „schon die Zählung eines Ostsee-Fanges, der seiner Zusammensetzung nach ziemlich einförmig ist, acht volle Tage erfordert, den Tag zu acht Arbeitsstunden gerechnet" (23, p. 516). Indem BRANDT an diesem Beispiele das „höchst originelle Verfahren" von HENSEN erläutert (— „ersonnen zum Angriff eines Problems, an dessen Lösung Niemand zuvor gedacht

---

1) In einem kleinen Fang, der kaum 2 Cubikmeter Ostseewasser filtrirt hatte, fanden sich 5 700 000 Organismen, darunter allein 5 Millionen mikroskopische Peridineen, 630 000 Stück Diatomeen, 80 000 Copepoden und 70 000 andere Thiere (23, p. 516).

hatte"—), bemerkt er mit Hinsicht auf die bevorstehende quantitative Analyse der atlantischen Plankton-Expedition des National (1889): „Die sehr viel mannichfaltigeren Oceanfänge werden voraussichtlich doppelt so viel Zeit in Anspruch nehmen, und da bei der Planktonfahrt mindestens 120 derartige Fänge erhalten wurden, so wird die Verarbeitung derselben — ganz abgesehen von den vorbereitenden Bestimmungen — einen Untersucher 120 × 14 Tage, also sechs Jahre vollkommen beschäftigen" (**23**, p. 516) [1]).

Die Urtheile über die Bedeutung und den Werth der oceanischen Populations-Statistik von HENSEN lauten sehr verschieden. E. DU BOIS-REYMOND misst ihr in seinem Berichte an die Berliner Akademie (**21**, p. 83) eine ausserordentliche Wichtigkeit bei, „wodurch die ungewöhnlichen dafür gebrachten Opfer gerechtfertigt werden"; nach seiner Meinung nimmt die dafür bestimmte Plankton-Expedition des National „in ihren bescheidenen Grenzen, durch die Neuheit und Schönheit ihrer wohlumschriebenen Aufgabe, eine eigenartige Stellung ein, und die HUMBOLDT-Stiftung darf stolz darauf sein, in erster Linie zu ihrer Ausführung beigetragen zu haben" (**21**, p. 87) [2]). Auf Grund dieser ehrenvollen Anerkennung, sowie der grossen Hoffnungen, welche die Kieler Naturforscher selbst an die Ergebnisse der „National"-Expedition knüpfen, hat sich in den zahlreichen Besprechungen derselben in deutschen Zeitschriften die Ansicht verbreitet, dass damit wirklich ein ganz neues Gebiet wissenschaftlicher Forschung betreten, und dass dessen weiterer Ausbau von grösster Wichtigkeit sei. Ich kann leider dieser günstigen Auffassung nicht beistimmen.

---

1) Hiernach würde der bedauernswerthe Plankton-Zähler allein an diesen 120 Fängen über siebenzehntausend Stunden zu zählen haben. Wie eine solche arithmetische Danaiden-Arbeit ohne Ruin des Geistes und Körpers durchzuführen ist, kann ich nicht begreifen.

2) In der Einleitung zu diesem merkwürdigen Bericht sagt DU BOIS-REYMOND, dass HENSEN seit dem Jahre 1882 „darauf aufmerksam geworden war, dass besonders an der Oberfläche des Meeres eine ungleich massenhaftere Bevölkerung kleinster Lebensformen sich finde, als man früher sich vorstellte" (21, p. 83). Diese Bemerkung bedarf desshalb der Berichtigung, weil dieselbe vielfach in die rühmenden Berichte der Tagesblätter über die Plankton-Expedition des „National" übergegangen und daraus irrthümlich gefolgert worden ist, dass HENSEN erst vor acht Jahren die Existenz und die Massenhaftigkeit der pelagischen Fauna und Flora entdeckt habe. In Wahrheit sind diese seit 45 Jahren Gegenstand der Bewunderung und Erforschung für zahlreiche Naturforscher gewesen (vergl. oben die Einleitung).

Vertheilung des Plankton.

Die Grundlage, auf welcher die ganzen planktologischen Anschauungen und Berechnungen von HENSEN ruhen, ist die Annahme, „dass in dem Ocean das Plankton gleichmässig genug vertheilt sein müsse, um aus wenigen Fängen über das Verhalten sehr grosser Meeresstrecken sicher unterrichtet zu werden“ (22, p. 243). Wie HENSEN selbst sagt, ging er von dieser „rein theoretischen Ansicht“ aus, und er glaubt, „vollen Erfolg gehabt zu haben, weil diese theoretische Voraussetzung sich weit vollständiger bewahrheitet hat, als gehofft werden konnte“. Ich habe bereits vorher (im V. Abschnitt) gezeigt, dass diese fundamentale Voraussetzung vollkommen irrthümlich ist. Die Masse des Plankton im Ocean ist keine perennirende und constante, sondern eine höchst variable und oscillante Grösse. Die biologische Composition des Plankton (V. A.) ist höchst verschiedenartig, abhängig von temporalen Schwankungen (Jahrgang, Jahreszeit, Wetter, Tageszeit, V. B.), von klimatischen Verhältnissen (V. C.), und vor Allem von den verwickelten correntischen Verhältnissen der Meeres-Strömungen (von den oceanischen und littoralen Correnten, den Tiefen-Strömungen und den localen Zoocorrenten, V. D.).

Eine umfassende und unbefangene Würdigung aller dieser öcologischen Verhältnisse muss uns daher schon a priori zu der Ueberzeugung führen, dass die Vertheilung des Plankton im Ocean höchst ungleichmässig sein muss, und wir finden diese „rein theoretische Ansicht vollständig bewahrheitet“ a posteriori durch die vergleichende Betrachtung und Zusammenstellung aller früheren, oben angeführten Beobachtungen. Diese können durch die entgegengesetzten Annahmen von HENSEN nicht als widerlegt gelten; denn die empirische Basis der letzteren ist in örtlicher und zeitlicher Hinsicht viel zu dürftig und unvollständig.

Man könnte vielleicht einwenden, dass die technische Methode des Plankton-Fanges, die HENSEN anwendet, vollkommnere Resultate ergebe, als die bisher angewendeten Methoden. Indessen ist dies nicht der Fall. Die genaue Beschreibung, welche HENSEN von seiner technischen Methode der Plankton-Gewinnung (oder der „pelagischen Fischerei“) giebt, ist sehr dankenswerth (9, p. 3 bis 14). Die Construction der Netze (Materialien, Bau der Netze,

Filtrationsgrösse), die Behandlung des Fanges und des Schiffes sind darin sehr ausführlich beschrieben. Die Fortschritte der neueren Technik, welche dabei verwerthet sind, können wohl dazu dienen, die pelagische Fischerei oder den Plankton-Fang ergiebiger und vollkommener zu betreiben, als es mit den einfacheren technischen Hülfsmitteln der bisherigen Planktologen möglich war. Ich kann jedoch nicht finden, dass eine der vorgeschlagenen Verbesserungen dieser pelagischen Technik einen grossen principiellen Fortschritt derselben bedeute, und etwa dem gewaltigen Fortschritt vergleichbar wäre, welchen 1884 PALUMBO und CHIERCHIA durch Erfindung des Tiefsee-Schliessnetzes herbeiführten (vergl. oben p. 237). Insbesondere vermag ich nicht einzusehen, dass das neue von HENSEN construirte „Plankton-Netz" wesentlich zuverlässigere Resultate geben soll, als die einfacheren bisherigen „MÜLLER-Netze" und die vom Challenger verwendeten „Taunetze". Ein solches Vertical-Netz wird immer nur einen Theil des in der durchgehenden Wasser-Menge enthaltenen Plankton heraufbringen, und keineswegs, wie HENSEN und BRANDT glauben, „eine Wassersäule, deren Höhe und Grundfläche man genau berechnen kann, vollständig durchfiltriren"; bei dieser Annahme sind die unberechenbaren Störungen durch Strömungs-Verhältnisse, insbesondere durch verborgene Tiefen-Ströme, ausser Acht gelassen, wie oben schon erwähnt. Uebrigens hat bereits CHIERCHIA darauf hingewiesen, wie unzuverlässig und wenig ergiebig die Fischerei mit dem Vertical-Netz ist, wegen der vorwiegend horizontalen Schwimmbewegung der pelagischen Thiere (8, p. 79). Jedenfalls sind die Verbesserungen, welche HENSEN in die technische Methode des Plankton-Fanges eingeführt hat, nicht so bedeutend, dass man daraus die auffälligen Unterschiede zwischen seinen und den früheren Ergebnissen erklären könnte.

Oceanische Populations-Statistik.

Die Statistik im Allgemeinen ist bekanntlich eine sehr gefährliche Wissenschaft, weil sie gewöhnlich darauf angewiesen ist, aus einer Anzahl unvollständiger Beobachtungen den annähernden Durchschnittswerth einer Grösse zu finden. Indem sie ihre Resultate in Zahlen giebt, erweckt sie den trügerischen Schein mathematischer Sicherheit. Das gilt ganz besonders von complicirten biologischen und sociologischen Verhältnissen, deren Gesammt-Erscheinung durch Zusammenwirken von zahlreichen verschiedenen Factoren bedingt,

und daher nach Zeit und Ort sehr veränderlich ist. Ein solches höchst verwickeltes Verhältniss ist, wie ich im V. Abschnitt gezeigt zu haben glaube, die Composition des Plankton. Wenn daher wirklich, wie HENSEN will, diese durch Zählung der Individuen genau analysirt und dadurch eine oceanische Populations-Statistik geschaffen werden soll, so würde dies nur möglich sein durch Aufstellung zahlreicher statistischer Tabellen, die mindestens an hundert verschiedenen Orten des Oceans und an jedem derselben mindestens zu zehn verschiedenen Zeiten des Jahres die quantitativen Ergebnisse der Plankton-Fischerei in Zahlen zu bestimmen hätten.

Eine einzelne „Recognoscirungs-Fahrt" im Ocean, eine einzelne, nach Ort und Zeit beschränkte „Streiftour", wie die dreimonatliche atlantische Fahrt der „National"-Expedition, kann zu jener Aufgabe höchstens einen einzelnen Beitrag liefern; sie kann aber keineswegs, wie BRANDT meint, „feste Grundlagen" für deren Lösung und für jene „eingehende Analyse" darbieten (23, p. 525). Auch wenn wirklich nach sechs Jahren die 120 Fänge derselben — nach einer Zähl-Arbeit von mehr als siebenzehntausend Stunden! — durchgezählt vorliegen sollten, wenn wirklich durch statistische Ordnung dieser Zählungs-Protocolle und rationelle Berechnung ihrer Resultate eine brauchbare Vorstellung über die Individuen-Massen des untersuchten Ocean-Gebietes gewonnen sein sollte, so würde im besten Falle diese eine Rechnung uns eine annähernde Vorstellung von den Populations-Verhältnissen eines sehr kleinen Theiles des Oceans geben; wir könnten aber daraus keineswegs, wie die Kieler Forscher wollen, auf diejenigen des ganzen Oceans schliessen; dazu müssten Hunderte von ähnlichen Rechnungen vorliegen, entnommen den verschiedensten Gebieten, und gestützt auf zusammenhängende Beobachtungs-Reihen während ganzer Jahre. Die Zoologischen Stationen würden die geeigneten Observatorien sein, auf denen gerade solche vollständige Observations-Serien auszuführen wären, nicht aber solche Streiftouren, wie die dreimonatliche Fahrt des „National"[1]).

1) Nach meiner Ueberzeugung würden die Resultate der Kieler „National"-Expedition ganz anders ausgefallen sein, wenn dieselbe in den drei Monaten Januar bis März, statt in der Zeit vom Juli bis October, ausgeführt worden wäre. Im Ganzen würden die Volumina der Plankton-Fänge, wenigstens im Nord-Atlantischen Ocean, wohl mehr als das Doppelte, stellenweise das Vielfache betragen haben; die Zusammensetzung würde gänzlich verschieden gewesen sein. Wenn

Zählung der Individuen.

Da die neue, von Hensen eingeführte Methode der oceanischen Populations-Statistik ihre eigentliche Grundlage in der Zählung der Individuen sucht, welche das Plankton zusammensetzen, und da derselbe in diesen „Zahlen die einzige Basis findet, auf welche sich ein Urtheil stützen kann“ (9, p. 26), so müssen wir diesen Cardinal-Punkt seiner Methodik, auf den er das grösste Gewicht legt, näher kritisch erörtern. Die Zählung der einzelnen organischen Individuen, welche die Masse des Plankton zusammensetzen, ist an sich — ganz abgesehen von ihrem eventuellen Werthe — eine äusserst schwierige und bedenkliche Aufgabe; auch hat sich Hensen selbst einen Theil dieser grossen Schwierigkeiten nicht verhehlt und die Bedenken, die sich daraus gegen seine ganze Methode ergaben, theilweise zu widerlegen gesucht [1]). In der That sind dieselben aber viel grösser und gefährlichér, als er anzunehmen geneigt ist.

Was ist ein organisches Individuum? Diese einfache Frage ist bekanntlich äusserst schwierig zu beantworten. Auch wenn man nicht alle die Abstufungen der physiologischen und morphologischen Individualität annimmt, welche ich 1866 im dritten Buche meiner „Generellen Morphologie“ unterschieden habe, sind zum Mindesten drei verschiedene Hauptstufen derselben auseinanderzuhalten: 1. die Zelle (oder Plastide), 2. die Person (oder der Spross), 3. der Cormus (oder Stock) [2]). Nur bei

---

die Expedition durch Zufall in einen Zoocorrenten gelangt wäre und ihre Fahrt in diesem einige Meilen fortgesetzt hätte, wäre der Ertrag des Netzes sicher hundertfach, vielleicht tausendfach grösser gewesen.

1) Der vierte Abschnitt der „Methodik“ in der Plankton-Abhandlung von Hensen, welcher „die Arbeit zu Lande“ behandelt (A. Bestimmung des Volumens, B. die Zählung, 9, p. 15—30), ist besonders lesenswerth, nicht allein weil er den tiefsten Einblick in die Fehler seiner Methoden gewährt, sondern auch zugleich in seine ganz eigenthümliche Auffassung allgemeiner biologischer Probleme.

2) Die schwimmenden Thiere und Pflanzen, welche das Plankton zusammensetzen, würden in dieser Hinsicht nach folgenden Gesichtspunkten der Zählung zu unterwerfen sein: A. Protophyten (p. 257): Bei den Chromaceen, Calcocyteen, Murracyteen, Xanthelleen, Dictyocheen und Peridineen sind alle einzelnen Zellen zu zählen, bei den Diatomeen theils diese, theils die Coenobien oder Zellgemeinden (9, p. 20). B. Metaphyten (p. 265): Bei den Halosphaereen sind die

den Protisten (Protophyten und Protozoen) wird das actuelle Individuum durch die einzelne Zelle repräsentirt, hingegen bei den Histonen (Metaphyten und Metazoen) durch die höhere Einheit der Person oder des Stockes, die sich aus vielen Zellen zusammensetzt. Wenn man in Wirklichkeit die von HENSEN für unentbehrlich gehaltene Methode der Individuen-Zählung exact durchführen und brauchbare Resultate für seine statistische Aufgabe erhalten will, so bleibt weiter nichts übrig, als Zählung aller einzelnen Zellen, welche im Meere leben. Denn nur die einzelne Zelle, als das „organische Elementar-Individuum", kann die natürliche arithmetische Einheit solcher statistischer Zählungen und der darauf gegründeten Berechnungen bilden. Wenn HENSEN in seinen langen „Zählungs-Protocollen und Fang-Verzeichnissen" (9, p. XI—XXXIII) als „gezählte Individuen" neben einander — als coordinirte Kategorien! — die einzelligen Radiolarien, die Cormen der Siphonophoren und Tunicaten, die Personen der Medusen, Ctenophoren, Echinodermen und Crustaceen, die Eier und Personen der Fische aufführt, so stellt er lauter incommensurable Grössen von ganz verschiedenem individuellen Werthe zusammen; dieselben werden erst für seinen Zweck vergleichbar, wenn alle einzelnen Zellen gezählt sind. Da aber jeder Fisch und jeder Walfisch

---

kugeligen Thallen, bei den Oscillatorien die einzelnen fadenförmigen Thallen, bei den Sargasseen sowohl die Cormen als deren Sprosse zu zählen; eigentlich aber auch die Zellen, welche jeden Thallus und jeden Spross zusammensetzen! C. Protozoen (p. 267): Sowohl bei den Infusorien (Noctiluken und Tintinnen) als bei den Rhizopoden (Thalamophoren und Radiolarien) sind alle einzelligen Individuen zu zählen, bei den Polycyttarien aber ausserdem die Coenobien (die Colonien der Collozoiden, Sphaerozoiden und Collosphaeriden). D. Coelenteraten (p. 271): Bei den Medusen und Ctenophoren, ebenso bei den pelagischen Anthozoen und Turbellarien sind die einzelnen Personen zu zählen, bei den Siphonophoren sowohl diese als die einzelnen Stöcke; denn jede Person (oder jedes Medusom) eines Cormus ist hier einer Meduse äquivalent. E. Tunicaten (p. 248): Bei den Copelaten, bei Doliolum und der solitären Salpen-Generation sind die einzelnen Personen zu zählen, hingegen bei den Pyrosomen und den Salpenketten sowohl die einzelnen Cormen, als die Personen, welche dieselben zusammensetzen. F—K. Bei allen übrigen Gruppen der planktonischen Thiere, bei den Sagitten, Mollusken, Echinodermen-Larven, Articulaten und Fischen sind zunächst bloss die Personen zu zählen, dann aber auch die Zellen, welche jedes dieser Metazoen zusammensetzen.

des Oceans täglich Milliarden von jenen Plankton-Organismen verzehrt, so müssen, um einen wirklich „exacten“ Einblick in den Stoffwechsel des Oceans zu gewinnen, auch die Zellen-Milliarden gezählt und in Rechnung gestellt werden, welche den Körper dieser Riesenthiere zusammensetzen.

Oeconomischer Ertrag des Oceans.

Die quantitative Bestimmung des Plankton hält Hensen nicht allein im theoretischen Interesse der Wissenschaft für höchst wichtig, sondern auch im praktischen Interesse der National-Oeconomie. Er meint, „dass man nur dann richtige Maassnahmen im Interesse der Fischerei [1]) werde aufzufinden vermögen, wenn man in der Lage sei, sich ein Urtheil über die Ertragsfähigkeit des Meeres zu bilden“ (9, p. 2). Demgemäss hält er es für die dringlichste Aufgabe, den öconomischen Ertrag des Oceans in ähnlicher Weise zu bestimmen, wie der Landwirth den nutzbaren Ertrag seiner Aecker und Wiesen, die jährliche Production an Gras und Getreide; durch die Zählungen der Plankton-Individuen, welche Hensen in einem kleinen Theile der Ostsee längere Zeit hindurch ausgeführt hat, glaubt er die Ueberzeugung gewonnen zu haben, dass „die Gesammt-Production der Ostsee an organischer Substanz nur etwas nachsteht der Graserzeugung einer ebenso grossen Fläche Wiesenlandes“.

Der Landwirth bestimmt bekanntlich den Ertrag seiner Wiesen, Gärten und Felder nach Maass und Gewicht, nicht aber durch Zählung der Individuen. Wenn er statt dessen die neue exacte Methode der Bestimmung von Hensen einführen wollte, müsste er alle einzelnen Kartoffeln, Getreidekörner, Weinbeeren, Kirschen u. s. w. zählen; und nicht allein das, er müsste auch die Grashalme seiner Wiesen zählen, ja sogar alle einzelnen Individuen des Unkrauts, welches zwischen dem Getreide seiner

---

1) Wie die praktischen Interessen der Fischerei durch die quantitative Plankton-Analyse gefördert werden sollen, vermag ich nicht einzusehen. Die wichtigsten Maassnahmen, welche man zur Hebung des Fisch-Ertrages des Oceans treffen könnte: künstliche Fischzucht, Vermehrung und Schutz der jungen Brut, Steigerung ihrer Futter-Zufuhr, Vertilgung der Raubfische u. s. w. sind gänzlich unabhängig von den Zahlen-Tabellen, welche die Individuen-Zählung von Hensen ergiebt. Dass die Zahl der schwimmenden Fisch-Eier keinen sicheren Rückschluss auf die Zahl der entwickelten Fische gestattet (9, p. 39, 23, p. 517), ist oben bereits gezeigt (p. 287).

Felder und den Nutzpflanzen seiner Gärten wächst; denn auch diese gehören, vom physiologischen Gesichtspunkte betrachtet, zur „Gesammtproduction" des Bodens. Und was würde mit allen diesen ungeheuren Zahlen gewonnen sein? Ebenso Wenig als mit den „öden Zahlen" in den langen Zählungs-Protocollen von HENSEN [1]).

Volumen und Gewicht des Plankton.

Wenn man wirklich die Bestimmung des Ocean-Ertrages für eine höchst wichtige Aufgabe hält und diese durch eine gewisse Anzahl von quantitativen Plankton-Analysen lösen zu können glaubt, so wird man in einfachster Weise dieses Ziel durch Bestimmung des Volumens und des Gewichts jedes Plankton-Fanges erreichen. HENSEN selbst hat naturgemäss diesen nächstliegenden Weg zuerst betreten; er meint aber, dass derselbe nicht sicher genug sei und auf Schwierigkeiten stosse (9, p. 15). Nach seiner Meinung „lässt sich eine genaue Analyse des Plankton bei der grossen Mannichfaltigkeit seiner Theile nur durch Zählung gewinnen" [2]). Dabei vergisst er ganz, dass auch eine solche Zählung der Individuen nur einen annähernden und relativen Werth besitzt, keinen vollständigen und absoluten; ferner, dass aus der Zählung der verschiedenartigen Individuen sich gar kein sicherer Maassstab für den öconomischen Werth des ganzen bunt zusammengesetzten Plankton-Fanges ergiebt; endlich dass die Zählung eines Fanges höchstens Werth hat als einzelner Factor einer grossen Rechnung, die aus Tausenden von verschiedenen Factoren sich zusammensetzt.

Die allein durchführbare Methode der Ertrags-Bestimmung ist in der Planktologie ebenso wie in der Oeconomie die Bestimmung der nutzbaren Substanz nach Maass und Gewicht und die fol-

---

1) Indem HENSEN zur Zählung der einzelnen Bestandtheile des Plankton übergeht, hebt er hervor, „dass trotz der scheinbar öden Zahlen doch in fast jedem einzelnen Falle gewisse Resultate von allgemeinem Interesse sich herausgestellt haben, die in einer Zusammenstellung darzulegen, sich die Gelegenheit nicht geboten hat" (9, p. 39).

2) Indem HENSEN hier die Einwände gegen seine quantitativen Bestimmungen als Scheingründe bezeichnet, macht er zugleich folgendes merkwürdige Geständniss: „Ferner kommt in Betracht, dass ich weder Botaniker noch Zoologe bin (!), dass mir ausserdem häufig nicht Talente zuerkannt werden, sondern man glaubt von mir bearbeitete Dinge viel besser machen zu können als ich" (9, p. 15).

gende chemische Analyse. In der That ist sowohl die Bestimmung des Plankton-Volumens als des Gewichtes, ebenso wie die qualitative und quantitative chemische Analyse des Plankton — bis zu einem gewissen Grade — möglich; die Schwierigkeiten derselben sind geringer als Hensen angiebt. Es erscheint sonderbar, dass der Letztere diesen beiden einfachsten Methoden nicht einmal eine Seite seiner umfangreichen Abhandlung widmet (9, p. 15), sondern sie kurzweg verwirft und an ihre Stelle die ganz nutzlose „Zählung der Individuen" setzt, eine jahrelange Danaiden-Arbeit.

Stoffwechsel des Oceans.

Die vielen und grossen Fragen, welche der gewaltige Stoffwechsel des Oceans der Biologie vorlegt, die Fragen von den Quellen der „Urnahrung", von den trophischen Wechselbeziehungen der marinen Flora und Fauna, von den Ernährungs-Verhältnissen der benthonischen und planktonischen Organismen u. s. w., sind in den letzten zwanzig Jahren, seit Beginn der epochemachenden Tiefsee-Forschungen (13), vielfach erörtert und in sehr verschiedenem Sinne beantwortet worden (11). Auch Hensen hat denselben seine besondere Aufmerksamkeit zugewendet und dabei besonders die physiologische Bedeutung der Urnahrung betont; er glaubt jene verwickelten Fragen vor Allem durch quantitative Bestimmung der Urnahrung lösen zu können [1]). Ich habe bereits im Vorhergehenden gezeigt, warum ich diesen Weg der quantitativen Plankton-Analyse für unbrauchbar ansehen muss; selbst angenommen, dass er gangbar und praktisch wäre, kann ich nicht einsehen, wie er zur endgültigen Lösung jener Fragen führen soll.

Dagegen möchte ich hier auf einige Seiten des oceanischen Stoffwechsels hinweisen, deren weitere Verfolgung mir sehr dankbar erscheint. Die beiden Hauptquellen der „oceanischen Urnahrung" sind bereits von Moebius (11), Wyville Thomson (13,

---

1) E. du Bois-Reymond sagt in dem mehrerwähnten Berichte an die Berliner Akademie (21, p. 83): „Bis zur neuesten Zeit war die Frage kaum aufgeworfen worden, woher für die unermessliche Fülle thierischer Lebewesen im Ocean die pflanzliche Nahrung herkomme". — Auch hier, wie an anderen Stellen seines Berichtes, verräth der berühmte Rhetor (— dessen Losungswort: „*Ignorabimus*" so viel Anklang erregt hat —) eine auffallende Unkenntniss des Gegenstandes, über den er berichtet, und der Litteratur, die darüber seit Decennien existirt (6, 7, 8, 11, 13, 14, 15 etc.).

14), MURRAY (6) u. A. richtig erkannt: Erstens die gewaltigen terrigenen Massen von organischen und namentlich vegetalen Substanzen, welche alltäglich durch die Flüsse dem Meere zugeführt werden, und zweitens die ungeheuren Massen von pflanzlicher Nahrung, welche die marine Flora selbst liefert. Von letzterer hat man früher hauptsächlich die benthonische Littoral-Flora im Auge gehabt, die gewaltigen Wälder von Algen, Wiesen von *Zostera* u. s. w., welche in den Küstengewässern wachsen. Erst in neuerer Zeit hat man richtiger die erstaunliche Quantität vegetaler Nahrung schätzen gelernt, welche die Plankton-Flora producirt, die Fucoideen der Sargasso-Meere einerseits, die Oscillatorien und die mikroskopischen Diatomeen und Peridineen anderseits. Aber auch die kleineren Gruppen der pelagischen Protophyten, die ich oben aufgeführt habe, die Chromaceen, Murracyteen, Xanthelleen, Dictyocheen u. s. w., spielen dabei eine wichtige Rolle. Die grosse Bedeutung, welche den kleinen symbiotischen Xanthelleen dabei zufällt, ist namentlich von BRANDT (24), MOSELEY (7) und GEDDES betont worden. Offenbar ist ihre Vermehrung äusserst lebhaft, und wenn in jeder Secunde Milliarden solcher Protophyten von kleinen Thieren verzehrt werden, treten neue Milliarden an ihre Stelle. Ob uns durch die quantitative Plankton-Analyse die Zahlen dieser Milliarden nachgewiesen werden oder nicht, scheint mir völlig gleichgültig. Wichtiger wäre es für das Verständniss ihrer physiologischen Bedeutung, die Geschwindigkeit ihrer Vermehrung festzustellen.

Die Bedeutung dieser Protophyten und der zunächst von ihnen lebenden Protozoen hat in neuester Zeit namentlich CHUN anschaulich erläutert (28, p. 10, 13). Er hat auch mit Recht die ausserordentliche Wichtigkeit betont, welche die verticalen Wanderungen der bathypelagischen Thiere für die Ernährung der Tiefsee-Thiere besitzen; sie sind zum grossen Theile die Handlanger, welche beständig Proviant-Transporte in die Tiefe führen (15, p. 49, 57). Dazu kommen noch die ungeheuren Massen von marinen Pflanzen- und Thier-Leichen, welche tagtäglich in die Tiefe sinken und von den Strömungen abwärts geführt werden; dazu kommt der beständige „Regen“ von den Leichen zonarischer Protozoen (besonders Globigerinen und Radiolarien), die ununterbrochen durch alle Tiefen-Zonen hindurch in die tiefsten Abgründe hinabrieseln, und deren Schalen die mächtigsten Sedimente der Tiefen bilden, den kalkigen Globigerina-Ooze und den kieseligen Radiolarien-Schlamm. Ueberhaupt scheint es mir, dass der täg-

liche Vorrath an Nahrungsmitteln, welchen die zerfallenden Leichen zahlloser mariner Organismen den anderen liefern, viel bedeutender ist, als gewöhnlich angenommen wird [1]). Wieviel Nahrung liefert allein ein einziger todter Walfisch!

Besonders wichtig und nicht genügend gewürdigt scheint mir aber in dieser Beziehung die trophische Bedeutung des Benthos für das Plankton (s. oben p. 250). Täglich werden ungeheure Massen von littoralem Benthos durch die Correnten in den Ocean hinausgeführt. Hier verschwinden sie alsbald, indem sie den Organismen des Plankton zur Nahrung dienen. Erwägt man alle diese verwickelten Wechsel-Beziehungen, so gewinnt man auch ohne Zahlen eine genügende allgemeine Vorstellung von „dem Kreislauf der organischen Materie im Weltmeere".

Comparante und exacte Methoden.

Je mehr sich in den letzten Decennien die beiden grossen Hauptzweige der Biologie, Morphologie und Physiologie, zu hoher Blüthe entwickelt haben, desto weiter haben sich die Forschungs-Methoden beider Wissenschaften von einander entfernt. In der Morphologie ist mit Recht immer mehr der hohe Werth der vergleichenden oder comparanten Methode anerkannt worden, da die allgemeinen Erscheinungen der Formbildung (z. B. in der Ontogenie und Systematik) grossentheils der unmittelbaren exacten Untersuchung sich entziehen, und historische Probleme enthalten, deren Lösung wir nur mittelbar (z. B. auf dem Wege der vergleichenden Anatomie und der phylogenetischen Speculation) anstreben können. In der Physiologie hingegen hat man sich immer ausschliesslicher der exacten oder mathematischen Methode bedient, welche den Vorzug relativer Sicherheit hat, und welche uns gestattet, die allgemeinen Erscheinungen der Lebensthätigkeit unmittelbar auf physikalische (bezüglich auf chemische) Processe zurückzuführen. Selbstverständlich muss es der Wunsch und das Streben aller Wissenschaften (also auch der Morphologie) sein, möglichst viel diesen exacten Weg der For-

---

1) Hensen schätzt diese Nahrungsquelle sehr gering, weil „nur sehr wenige Thiere von abgestorbenem Materiale leben", und erklärt dies „daraus, dass ein in fauliger Zersetzung begriffenes Material einer stärkeren Verdauungskraft bedarf, als die Organisation der niederen Thiere hervorzubringen vermag" (9, p. 2). Beiden Sätzen muss ich widersprechen. Die Spongien leben vorzugsweise von zerfallenden todten Organismen, ebenso viele Protozoen, Helminthen, Crustaceen etc.

schung zu betreten und beizubehalten; leider ist das aber bei den meisten (und namentlich biologischen) Disciplinen nicht möglich, weil die empirischen Grundlagen viel zu unvollständig und die vorliegenden Probleme viel zu complicirt sind. Mathematische Behandlung derselben bringt viel mehr Schaden als Nutzen, weil sie den Schein untrüglicher Sicherheit weckt, während diese in der That nicht erreichbar ist [1]). Auch ein Theil der Physiologie enthält solche der exacten Bestimmung schwer oder gar nicht zugängliche Aufgaben, und zu diesen gehört auch die Chorologie und Oecologie des Plankton.

Der Grundfehler der Plankton-Theorie von Hensen liegt meiner Ueberzeugung nach darin, dass er ein höchst verwickeltes Problem der Biologie für ein relativ einfaches hält, dass er seine vielen oscillanten Theile als verhältnissmässig constante Grössen betrachtet, und dass er glaubt, die Erkenntniss derselben auf dem exacten Wege mathematischer Zählung und Berechnung erreichen zu können. Zur Entschuldigung dieser Irrthümer dient es wohl theilweise, dass der heutigen Physiologie, in einseitiger Verfolgung der exacten Richtung, das klare Verständniss für viele allgemeine, nicht exacter Special-Untersuchung zugängliche Probleme überhaupt abhanden gekommen ist. Dies zeigt sich vor allem bei der wichtigsten Frage unserer heutigen Entwickelungslehre, bei dem Species-Problem. Die Erörterungen, welche Hensen über die Natur der Species, über Systematik, Darwinismus und Descendenz-Theorie an vielen Stellen seiner Plankton-Abhandlung giebt (p. 19, 41, 73 etc.), gehören zu dem Sonderbarsten, was diese Abhandlung enthält; sie verdienen die besondere Aufmerksamkeit der Systematiker. Die „wirkliche Species“ (p. 72) ist für ihn ein physiologischer Begriff, während doch bekanntlich alle Species-Unterscheidung bisher nur auf morphologischem Wege erreicht worden ist [2]). In meinem

---

1) Ein bekanntes und sehr lehrreiches Beispiel von dieser verkehrten Anwendung exacter Methoden in der Morphologie bieten die bekannten „mechanischen Entwickelungs-Theorien“ von His, welche ich in meiner Anthropogenie (III. Aufl., p. 53, 655) beleuchtet habe, sowie in meiner Schrift über „Ziele und Wege der Entwickelungsgeschichte“ (Jena, 1875).

2) Da neuerdings mehrfach die physiologische Bedeutung des „Species“-Begriffes betont und die „Systematik der Zukunft“ auf den Weg der „Vergleichenden Physiologie“ verwiesen worden ist, muss hier constatirt werden, dass bisher keiner von diesen systema-

„Report on the Radiolaria of H. M. S. Challenger“ hatte ich zu zeigen versucht, wie die äusserst mannichfaltigen Gestalten dieser formenreichsten Classe (739 Genera und 4318 Species) einerseits durch morphologische Charactere als Arten unterschieden werden und doch anderseits als Modificationen von 85 Familien-Typen oder als Descendenten von 20 Ordnungs-Stammformen, diese wieder als Abkömmlinge einer gemeinsamen einfachsten Stammform (*Actissa*) aufgefasst werden können (4, § 158). Hensen dagegen ist der Ansicht, dass gerade darin „ein starker Gegenbeweis gegen die Unselbständigkeit der Species“ zu finden ist (9, p. 100); er hofft „die systematischen Schwierigkeiten mit Hülfe der Zählungen zu lichten (p. 75); durch seine systematische Plankton-Untersuchung hat er die Ueberzeugung gewonnen, dass: „je genauer die Untersuchungen gemacht werden, desto deutlicher die Unterscheidungen der Species geworden sind“ (9, p. 100). Ich bin anderseits, ebenso wie Charles Darwin, durch vieljährige vergleichende und systematische Arbeiten zu der umgekehrten Ueberzeugung gelangt: „Je genauer die systematischen Untersuchungen gemacht werden, je grösser die Zahl der verglichenen Individuen einer Art, je intensiver das Studium der individuellen Variation, desto unmöglicher wird die Unterscheidung wirklicher Species, desto willkürlicher die subjective Begrenzung ihres Begriffes, desto fester die Ueberzeugung von der Wahrheit der Descendenz-Theorie“ [1]).

---

tisirenden Physiologen auch nur eine Andeutung gemacht hat, wie diese neue Systematik und Species-Unterscheidung praktisch auszuführen wäre. Was Hensen darüber sagt (9, p. 41, 73, 100), ist ebenso werthlos, wie die früheren Erörterungen von Polejaeff, welche ich in meinem „Report on the Deep-Sea-Keratosa“ kritisch beleuchtet habe (Challenger-Zoology, Vol. XXXII, Part 82, p. 82—85).

1) F. Heincke hat kürzlich in seinen sorgfältigen „Untersuchungen über die Stichlinge“ derselben Ueberzeugung mit folgenden Worten Ausdruck gegeben: „Alle hier von mir gezogenen Schlüsse sind einzig und allein begründet auf die Vergleichung sehr zahlreicher Individuen lebender Arten, oder mit anderen Worten, auf das Studium der individuellen Variation. Ich bin überzeugt, dass das Studium der Entwickelungsgeschichte im Wesentlichen meine Theorie bestätigen wird. Das wird zugleich ein Beweis dafür sein, dass der, welcher naheverwandte Arten und Rassen einer Art genau beschreiben und ihr genealogisches Verhältniss zu einander erforschen will, damit anfangen muss, sehr zahlreiche Individuen von verschiedenen Oertlichkeiten genau und methodisch zu

Planktologische Probleme.

Die wunderbare Welt des organischen Lebens, welche die ungeheuren Wasser-Massen des Oceans schwimmend erfüllt, bietet eine Fülle der interessantesten Aufgaben. Ohne Frage bleibt sie eines der anziehendsten und dankbarsten Gebiete der Biologie. Wenn wir bedenken, dass uns der grösste Theil dieses Gebietes kaum seit fünfzig Jahren erschlossen ist, und wenn wir den Schatz neuer Entdeckungen bewundern, den allein schon die Challenger-Expedition zu Tage gefördert hat, so dürfen wir auf eine glänzende Zukunft der Planktologie rechnen.

Zunächst dürfen wir die Hoffnung hegen, dass auch unsere Deutsche „National-Expedition" — die erste grössere Deutsche Unternehmung auf diesem Gebiete — viele planktologische Probleme fördern wird, und dass die sechs Naturforscher, welche unter so günstigen Verhältnissen und mit so bedeutenden Hülfsmitteln 93 Tage hindurch das oceanische Plankton erforschen und in 400 Netz-Zügen eine reiche Sammlung von pelagischen Organismen erzielen konnten, durch deren sorgfältige Bearbeitung unsere Kenntnisse vielfach bereichern werden. Jedoch gestatten die vorläufigen Mittheilungen von Hensen (22) und Brandt (23) darüber noch kein Urtheil. Unter den Ergebnissen, welche der Erstere der Berliner Akademie kürzlich mitgetheilt hat, erscheinen mir einige etwas bedenklich; doch ist daran wohl die Verschiedenheit unserer allgemeinen Gesichtspunkte Schuld. So hatte ich z. B. die auffallende „Wasserähnlichkeit der pelagischen Fauna", die Durchsichtigkeit der farblosen Glasthiere, zuerst 1866 in meiner Generellen Morphologie (II, p. 242) noch Darwin's Selections-Theorie durch gleichfarbige Zuchtwahl zu erklären gesucht (30, p. 248); Hensen hingegen betrachtet als Ursachen derselben den Hunger, und die „Tendenz, relativ grösste Wassermassen auszubeuten"; überhaupt tragen nach seiner Ansicht „viele grössere pelagische Thiere den ausgesprochenen Character schwerer Lebensverhältnisse, des Hungerlebens".

---

vergleichen. Er wird dann bald sehen, dass Beweise für die Descendenz-Theorie auf diesem Wege in grösster Zahl jederzeit zu finden sind, wenn man nur die Mühe nicht scheut, sie aufzuspüren." (Öfversigt af K. V. Akad. Förh. Stockholm, 1889, No. 6, p. 410.) Diese Anschauung von Herwerk wird jeder erfahrene und unbefangene Systematiker theilen.

Das schaarenweise Auftreten vieler pelagischer Thiere erklärt Hensen dadurch, „dass die Brut nicht treibt, sondern frei schwimmt. In Folge dessen treiben die Mutterthiere frei fort, und wenn die Larven sich endlich an die Oberfläche erheben, können jene ihnen keine Concurrenz mehr machen“ (22, p. 252). Die Anhäufung zahlreicher Physalien in grossen Schwärmen steht nach seiner Meinung „in Correlation mit der Form der Bewegung. Die Thiere, die keiner selbständigen Fortbewegung fähig sind, müssen ziemlich dicht beisammen bleiben, um sich zweigeschlechtlich fortpflanzen zu können; ‚was zu weit abtreibt, muss aussterben“. Hiergegen ist einzuwenden, dass die Physalien nicht, wie Hensen annimmt, Gonochoristen, sondern stets Hermaphroditen sind [1]).

Die eben erwähnten Erscheinungen, die Wasserähnlichkeit der pelagischen Fauna, das schaarenweise periodische Auftreten vieler pelagischer Organismen, ihre massenhafte Anhäufung in den Zoocorrenten (S. 316), ihre Beziehungen zu den Strömungen überhaupt, sind nur einige von den vielen grösseren Problemen, welche die Planktologie dem menschlichen Forschungstriebe darbietet. Für dieses wie für so viele andere Gebiete der Biologie hat Charles Darwin durch die Neubegründung der Descendenz-Theorie uns den Weg der causalen Erkenntniss eröffnet; wir müssen die verwickelten Wechselbeziehungen der zusammengedrängten Organismen im Kampfe um's Dasein, die Wechselwirkung der Vererbung und Anpassung erforschen, um das Leben des Plankton verstehen zu lernen. Bei diesen Plankton-Studien werden wir aber ebenso wohl in physiologischen wie in morphologischen Fragen uns jener Methode bedienen müssen, welche Johannes Müller, der Entdecker dieses Gebietes, stets in mustergültiger Weise angewendet hat, der gleichzeitigen „Beobachtung und Reflexion“.

---

1) Die Cormen aller Physaliden sind monoecisch, ihre Cormidien monoklinisch; jeder einzelne Ast der traubenförmigen Gonodendren ist monostylisch und trägt eine weibliche und mehrere männliche Medusoide; diese Thatsachen sind schon vor 35 Jahren von Huxley festgestellt worden. (Vergl. meinen Report on the Siphonophorae; Zoology of the Challenger, Vol. XXVIII, p. 347, 356.)

Litteratur.

1. Johannes Müller, 1845—1855, Ueber die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. Abhandlungen der Berliner Akademie der Wissenschaften.
2. Johannes Müller, 1858, Ueber die Thalassicollen, Polycystinen und Acanthometren des Mittelmeeres. Abhandlungen der Berliner Akademie der Wissenschaften.
3. Ernst Haeckel, 1862, Monographie der Radiolarien (Uebersicht der Verbreitung, p. 166—193).
4. Ernst Haeckel, 1887, Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger during the Years 1873—76. Chorological Section. § 226—240. (Deutsch in der „Allgemeinen Naturgeschichte der Radiolarien", 1887, p. 123—137.)
5. John Murray, 1876, Preliminary Report on some Surface Organisms examined on board of H. M. S. „Challenger", and their relation to Ocean Deposits. Proceed. Royal Soc. Vol. XXIV, p. 532—537.
6. John Murray, 1885, Narrative of the Cruise of H. M. S. „Challenger", with a General Account of the Scientific Results of the Expedition (1873—1876). Vol. I, II.
7. H. N. Moseley, 1882, Pelagic Life. Address at the Southampton Meet. Brit. Assoc. („Nature", Vol. XXVI, Nr. 675, p. 559).
8. Gaetano Chierchia, 1885, Collezioni per Studi di Scienze Naturali, fatte nel Viaggio intorno al mondo dalla R. Corvetta „Vettor Pisani" (anni 1882—1885).
9. Victor Hensen, 1887, Ueber die Bestimmung des Planktons, oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. (V. Bericht der Commission zur wissensch. Unters. der Deutschen Meere in Kiel.)
10. K. Moebius, 1887, Systematische Darstellung der Thiere des Plankton in der westl. Ostsee und auf einer Fahrt von Kiel in den Atlantischen Ocean bis jenseit der Hebriden. (V. Bericht der Commission zur wissensch. Unters. der Deutschen Meere in Kiel.)
11. K. Moebius, 1871, Wo kommt die Nahrung für die Tiefseethiere her? Zeitschr. für wissensch. Zool., 21. Bd., p. 294.
12. Th. Fuchs, 1882, Ueber die pelagische Flora und Fauna. Verhandl. d. k. k. Geolog. Reichsanstalt in Wien, 4. Febr. 1882, p. 49—55.
13. Wyville Thomson, 1873, The Depths of the Sea. An account of the general results of the dredging cruises of H. M. S. S. „Porcupine" and „Lightning".

14. Wyville Thomson, 1877, The Atlantic. A preliminary account of the general results of the exploring voyage of H. M. S. Challenger.
15. Carl Chun, 1888, Die pelagische Thierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächen-Fauna. (Bibliotheca zoologica, Heft I.)
16. Carl Chun, 1889, Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887/88 ausgeführte Reise. (Sitzungsberichte der Berliner Akademie der Wiss., p. 519.)
17. Carl Vogt, 1848, Ocean und Mittelmeer, p. 303.
18. Richard Greeff, 1868, Reise nach den Canarischen Inseln („Die Meeresströmungen als Thierstrassen"), p. 307—309.
19. R. Schmidtlein, 1879, Vergleichende Uebersicht über das Erscheinen grösserer pelagischer Thiere während der Jahre 1875—1877. Mittheil. der Zoolog. Station Neapel, Bd. I, p. 119.
20. Eduard Graeffe, 1881—1888, Uebersicht der Seethier-Fauna des Golfes von Triest, nebst Notizen über Vorkommen, Lebensweise, Erscheinungs- und Fortpflanzungs-Zeit. (Arbeiten d. Zool. Station Triest.)
21. E. du Bois-Reymond, 1890, Bericht über die Humboldt-Stiftung und die Kieler Plankton-Expedition des „National". (Sitzungsberichte der Berliner Akademie d. Wissensch. vom 23. Januar 1890, p. 83—87.)
22. Victor Hensen, 1890, Einige Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung. (Sitzungsberichte der Berliner Akademie der Wissenschaften vom 13. März 1890, p. 243—253.)
23. Karl Brandt, 1889, Ueber die biologischen Untersuchungen der Plankton-Expedition. (Verhandl. der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin, vom 7. Dec. 1889, p. 515.)
24. Karl Brandt, 1885, Die coloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoëen) des Golfes von Neapel.
25. Ernst Haeckel, 1882, Indische Reisebriefe. (II. Aufl.)
26. Karl Moebius, 1880, Beiträge zur Meeres-Fauna der Insel Mauritius und der Seychellen, 1880.
27. Carl Chun, 1886, Ueber die geographische Verbreitung der pelagisch lebenden Seethiere. Zoolog. Anzeiger, Nr. 214, 215.
28. Carl Chun, 1890, Die pelagische Thierwelt in grossen Tiefen. Verhandl. d. Gesellsch. Deutsch. Naturf. u. Aerzte, Bremen 1890.
29. Ernst Haeckel, 1879, Monographie der Medusen. (I. Bd. Das System der Medusen. II. Bd. Der Organismus der Medusen.)
30. Ernst Haeckel, 1889, Natürliche Schöpfungsgeschichte. Achte Auflage.

Hermaphroditismus bei Phyllopoden.

Von

Henry Bernard, M. A., F. Z. S.

(Aus dem zoologischen Laboratorium der Universität Jena.)

Hermaphroditismus war bis jetzt nur bei solchen Krebsen bekannt, welche eine festsitzende oder parasitische Lebensweise führen. So sind z. B. die Cirripedien fast alle Hermaphroditen, und ferner sind einige parasitische Isopoden protandrisch hermaphrodit. Bei ersteren ist noch zu erwähnen, daß außerdem noch Zwergmännchen vorkommen (manche Lepadiden). Mit ziemlicher Sicherheit können wir das Auftreten des Hermaphroditismus bei diesen Tieren als eine Einrichtung gegen das Aussterben durch Isolation ansehen.

In gleicher Gefahr befinden sich die Arten der Gattung Apus (Lepidurus), die, wie bekannt, in leicht austrocknenden Tümpeln leben. Es ist daher ganz erklärlich, daß ZADDACH und BERTHOLD Hermaphroditismus bei diesen Tieren vermuteten, nachdem durch SCHÄFFER's Untersuchungen festgestellt war, daß mehrere Generationen von Apus sich ohne Männchen, d. h. nach seiner Ansicht parthenogenetisch, fortpflanzten. Durch die Entdeckung von Männchen wurde SCHÄFFER's Ansicht von v. SIEBOLD dahin modifiziert, daß letzterer parthenogenetische Entstehung nur für die Weibchen annahm, während die Erzeugung von Männchen von der Begattung abhänge (Thelytokie). BRAUER's [1]) interessante Versuche, welcher in ein Aquarium 11 Weibchen und 1 Männchen zusammenbrachte und in der ersten Generation 5 Weibchen und 12 Männchen, in der zweiten 8 Weibchen und nur 2 Männchen erhielt, sind nicht genügend, um irgendwelche sicheren Schlüsse zu gestatten.

---

1) BRAUER, Beitrag zur Kenntniss der Phyllopoden (Sitzungsberichte der Akad. d. Wissensch. zu Wien, 1872).

12 Befunden, in denen auf 4458 Weibchen 378 Männchen kommen, stehen 16 Befunde gegenüber, bei denen ca. 10000 Weibchen, aber keine Männchen aufgefunden wurden [1]). So hat v. Siebold 6 Jahre hintereinander in derselben Lehmpfütze bloß Weibchen gefunden (im ganzen 8521 Individuen).

Während man sich auf diese Angaben hin der Ansicht zuneigte [2]), daß die Apodiden parthenogenetisch sich fortpflanzen, bin ich in der Lage, auf Grund anatomischer Befunde an einer Spezies zu zeigen, daß dieselbe hermaphroditisch ist.

Die Untersuchung wurde angestellt an Individuen einer Lepidurusart, die mir von der Ausbeute der Bremer Expedition nach Ostspitzbergen von Herrn Professor Kükenthal zur Bearbeitung übergeben wurde.

Wie ich in einer demnächst erscheinenden Arbeit zeigen werde, unterscheidet sich diese Spezies von Lepidurus glacialis Kroyer, wie er von Kroyer, Huxley, Baird und Packard beschrieben worden ist, durch ein einziges, freilich aber schwerwiegendes Merkmal, den Besitz eines zweiten Antennenpaares.

Die Geschlechtsorgane dieses Tieres liegen zu beiden Seiten des Darmes als etwas abgeplattete, langgestreckte Schläuche mit segmental angeordneten Divertikeln, in deren Grunde die Eier reifen.

In dem hinter der Geschlechtsöffnung liegenden kürzeren und etwas verjüngten Abschnitt liegt nun der Hoden und zwar in dem allerhintersten Teile. Daß wir es in der That mit einem Hoden zu thun haben und nicht etwa mit einem Receptaculum seminis, zeigt die Thatsache, daß das Epithel dieses Abschnittes sich in männliche Keimzellen auflöst. Diese Keimzellen sind, wie es bereits von Apus beschrieben worden ist, ovale oder rundliche Zellen. Eine ausführliche, von Abbildungen begleitete Darstellung wird in meiner größeren Abhandlung gegeben werden.

Als höchst wahrscheinlich erscheint es mir, daß auch die übrigen Apodiden Hermaphroditen sind.

---

1) Bronn's Klassen und Ordn., Bd. V, S. 961.

2) siehe z. B. Lang's Lehrbuch der vergl. Anatomie, II. Abt., S. 393.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 748

Der Honigtau.

Biologische Studien an Pflanzen und Pflanzenläusen.

Von

M. Büsgen,

Privatdozent der Botanik an der Universität Jena.

Hierzu Tafel XV—XVI.

Inhalt.

Einleitung. I. Geschichte unserer Kenntnisse vom Honigtau. 1. Der meteorische Honigtau. Plinius—Lecher. — 2. Entstehung und Ausbreitung der Lehre vom vegetabilischen Honigtau. Plenck, Treviranus—Hallier. — 3. Übergewicht der Lehre vom vegetabilischen Honigtau. Boussingault, Hooker, Darwin, H. Hoffmann, Sorauer. — 4. Gegenwärtiger Stand der Honigtaufrage. — II. Das Verhältnis der Pflanzenläuse zum Honigtau. 1. Form des Auftretens des Honigtaus. — 2. Mengenbestimmung der Pflanzenlausexkremente. — 3. Zusammenhang des Honigtaus mit dem Wetter. — 4. Falscher Honigtau. — III. Versuche über die Möglichkeit des vegetabilischen Honigtaus. Anhang. Wilson's Versuche über die Flüssigkeits-Ausscheidung in den Nektarien. — IV. Die Nahrungsaufnahme der Pflanzenläuse. 1. Historische Einleitung. — 2. Wirkungsweise der Mundborsten der Pflanzenläuse. — 3. Verlauf der Stiche der Pflanzenläuse im Inneren der Pflanze. — 4. Sekretausscheidung während des Einstichs. — 5. Die Nahrungsaufnahme der Pflanzenläuse. a) Erster und dritter Typus: Weichbast der Gefässbündel und Cambium bilden die hauptsächlichste Nahrungsquelle. Coccus Cacti und die Karminbildung. Inter- und Intracellularer Stichverlauf. b) Ursachen des intercellularen Stichverlaufs. c) Zweiter Typus: assimilierende Zellen bilden die Nahrungsquelle. d) Verhalten der angestochenen Zellen. e) Anhang. Bildung des Gummilacks. — V. Die Bedeutung des Honigtaus für die Pflanzen. 1. Einleitende Bemerkungen über die Bedeutung der Pflanzenläuse überhaupt für die Pflanzen. — 2. Schaden des Honigtaus. a) Direkte Schädigung durch den Honigtau ist nicht nachgewiesen. b) Rußtau. c) Parasitische Pilze. — 3. Nutzen des Honigtaus. a) Wechselverhältnis zwischen Ameisen und Pflanzen. b) Analysen des Honigtaus und der Verdauungsprozeß der Pflanzenläuse. — VI. Bedeutung des Honigtaus für die Pflanzenläuse. 1. Ausscheidung des Honigtaus — 2. Schutz der Blattläuse durch die Ameisen. — 3. Wirkungsweise der sogenannten „Honigröhren“ oder „Saftrompeten“. Blattlauslöwen, Coccinellen, Ichneumonen und Aphiden.

Einleitung.

Die Altstadt von Jena ist auf der Nordostseite durch eine breite Allee mit mächtigen Linden- und Ahornbäumen abgeschlossen, in deren Schatten sich ein schmales gepflastertes Trottoir hinzieht. Auf diesem Trottoir beobachtet man in den Sommermonaten, wenn einige Tage hindurch kein Regen gefallen ist, eine auffallende Erscheinung. Es findet sich mit dicht nebeneinander gelegenen und ineinander fließenden Flecken bedeckt, wie wenn es mit einer klebrigen

Flüssigkeit betropft worden wäre, welche dem Staub Gelegenheit zum Festhaften bietet. Bei passendem Einfall des Sonnenlichtes sieht man denn auch unzählige kleinste Tröpfchen einer wasserhellen Flüssigkeit von den Bäumen herunterregnen, deren Klebrigkeit dem Beobachter bald genug bemerklich werden kann. Wie mir Professor Pechuel-Löschr und Dr. Karl Müller in Halle mitteilen, hat sie in Leipzig und Halle mehrmals merklichen Schaden an den Mänteln und Sonnenschirmen der die Ahorn-Alleen passierenden Spaziergänger verursacht und werden die unter Ahornbäumen befindlichen Bänke ihretwegen ängstlich gemieden.

Sieht man näher zu, so bemerkt man, daß die klebrige Substanz sich auch auf der Oberseite der Blätter der genannten Bäume befindet. Sie erscheint hier anfangs in kleinen Tröpfchen, welche in der Regel nicht gleichmäßig über die Blattfläche verteilt sind, sondern in kleineren oder größeren Gruppen zusammenstehen. Allmählich nehmen sie an Zahl zu und fließen zusammen, so daß schließlich die ganze Blattoberseite von einem glänzenden Firnis überzogen ist. Ein heftiger oder länger andauernder Regen bringt die ganze Erscheinung zum Verschwinden, doch kann sie nach dem Aufhören desselben schon in kurzer Zeit wieder vorhanden sein. Auch ist sie nicht auf den Ahorn beschränkt. Namentlich an den Linden kann sie in ähnlich ausgedehntem Maße auftreten, ebenso an vielen kleineren Gewächsen, wo sie besonders am Hopfen und den Erbsen als Plage des Landwirts bekannt ist. Sehr verbreitet erscheint sie ferner auf den verschiedensten Gewächshauspflanzen, worunter namentlich die Camellien genannt seien. Die Blätter der letzteren sind oft, wenn die Stöcke längere Zeit unbeachtet gestanden haben, mit dicken Tropfen beschmiert, welche zu einer festen weißen oder gelblichen Masse erstarren können, die sich in Wasser aber leicht auflöst.

Des süßen Geschmackes der klebrigen Flüssigkeit wegen hat man die beschriebenen Vorkommnisse als Honigtau, melligo, mel aereum bezeichnet. Sie drängen sich fast in jedem Jahre der Beobachtung förmlich auf und sind auch von alters her allgemein bekannt. Trotzdem sind noch heute über ihren Ursprung unter Laien und Forschern sehr verschiedene Ansichten verbreitet, zwischen welchen ein Einklang bisher nicht erzielt worden ist.

Eine Partei, welcher wohl die Mehrzahl der Zoologen und ein Teil der Praktiker angehören, kennt nur Honigtau animalischen Ursprungs. Nach ihrer Meinung besteht er aus Sekretionen der Blattläuse, sei es, daß dieselben ihn aus dem After oder aus den Rückenröhren oder aus beiden Organen von sich geben.

Die Botaniker dagegen und ein anderer Teil der Praktiker wissen außerdem noch von einem anderen Honigtau zu reden, der vegetabilischen Ursprung besitzt. Er soll unter bestimmten klimatischen Bedingungen aus den Pflanzenblättern ausschwitzen und eben die großen Honigtaumengen der eingangs beschriebenen Fälle allein verursachen oder wenigstens bei ihrer Entstehung mit im Spiele sein.

An Erwähnungen und Besprechungen der beiden Honigtau-Arten in der Litteratur fehlt es nicht; namentlich der vegetabilische Honigtau hat Veranlassung zu vielerlei Diskussionen gegeben. Auf vereinzelte Beobachtungen hin wurde ihm selbst die Existenz bald zu-, bald abgesprochen, bis sie in der neuesten Zeit sich sowohl experimentell bestätigen als theoretisch begründen lassen zu wollen schien. Seltsamerweise giebt es jedoch keine einzige zusammenhängende Bearbeitung des Gegenstandes, obwohl die Praxis, bei den schweren Schädigungen, welche man im Gefolge des Honigtaus an den Kulturpflanzen auftreten sieht, allen Grund gehabt hätte, eine solche zu verlangen. Der Honigtau liegt eben abseits der wissenschaftlichen Tagesfragen, welche heute das Interesse in Anspruch nehmen.

Auf den folgenden Blättern habe ich versucht, die berührte Lücke unserer Erkenntnis auszufüllen. Es zeigte sich im Laufe der Untersuchung, daß eine ausführliche historische Auseinandersetzung zur Klärung der Sachlage nötig war. Diese ist im folgenden einer Darstellung meiner eigenen Beobachtungen über Entstehung und Bedeutung des Honigtaus vorangeschickt. An die letzteren habe ich dann noch einige oecologische Mitteilungen über die Aphiden angeknüpft.

Kapitel I.

Geschichte unserer bisherigen Kenntnisse vom Honigtau.

1. Der meteorische Honigtau.

Von Plinius — Leche.

Die älteste Erwähnung des Honigtaus findet sich nach einem Citat im 11. Buche der Naturalis historia des Plinius (Kap. 12) bei Hesiod, der ihn bereits als allgemein bekannte Erscheinung behandelt. Plinius selbst widmet ihm (l. c.) eine längere Betrachtung, welche Jahrhunderte lang für die Forschung maßgebend gewesen ist. Er vertritt nämlich ausdrücklich die zu seiner Zeit

anscheinend populäre Meinung, daß der Honigtau vom Himmel falle, und sucht sie gleich durch drei Theorien zu begründen, indem er ihn als Auswurf der Gestirne, Saft der sich reinigenden Luft oder Ausschwitzung des Firmaments bezeichnet. Die von PLINIUS mitgeteilten Beobachtungen sind insoweit nicht falsch, als er angiebt, daß man in der ersten Morgenfrühe im Hochsommer die Blätter der Bäume vom Honigtau naß finde, und daß dann im Freien verweilenden Leuten die Kleider beschmiert und die Haare zusammengeklebt würden. Im übrigen mischt sich in seinen Äußerungen Wahres mit Falschem so, daß ihre Anführung und Entwirrung nicht lohnen würde.

Im Gegensatz zu PLINIUS läßt GALENUS (L. 3 de alimentor. fac.) die wesentlichen Bestandteile des Honigtaus aus der Erde und den Gewässern als Dünste emporsteigen und dann erst herabfallen, wie den gewöhnlichen Tau, nachdem sie an einem heißen Tage von der Sonne gekocht und in einer darauffolgenden kalten Nacht verdichtet worden sind. Interessant ist noch, daß sowohl PLINIUS als GALENUS in dem Honigtau ein wohlthätiges Geschenk des Himmels erblicken und von einem Schaden desselben nichts zu melden wissen.

Einen bedeutenderen Fortschritt finden wir erst bei JOHANNES BAUHINUS [1]) und JOH. H. CHERLERUS (Historia universalis plantarum, Ebroduni 1650, t. 2, liber VIII, cap. XI). Auch in ihrem Werke wird ein Zusammenhang des Honigtaues mit den Strahlen der Sommersonne statuiert, aber in der Weise, daß die letzteren in der Pflanze enthaltene Stoffe zum Verdunsten bringen, welche durch verborgene Öffnungen der Rinde und sonstigen Oberfläche austreten und in der Nacht mit dem gewöhnlichen Tau sich mischen sollen. Hier wird also bereits darauf Rücksicht genommen, daß der Honigtau nicht, wie die Theorien des PLINIUS und GALENUS eigentlich verlangen, auf allen Gegenständen gleichmäßig erscheint, sondern an bestimmte Pflanzen und deren nächste Umgebung geknüpft ist. Vier Jahre später aber finden wir in der Horticultura des PETRUS LAURENBERGUS (Frankfurt a. M. 1654) wieder den Honigtau als einen Regen bei heiterem Himmel bezeichnet, der durch die Sonnenstrahlen in eine schädliche Substanz umgewandelt werden soll. Mehr dem BAUHINUS ähnlich äußert sich MUSSCHENBROEK 1748 (Institutiones

1) Eine gute Zusammenstellung von Litteratur über den Honigtau giebt C. LAMPRECHT in: Der Hopfen, Inauguraldissertation, Breslau 1874.

physicae, II, Cap. XL, De meteoris aqueis, § 1527), der den Honigtau aus Substanzen entstehen läßt, welche, wenn die Sommersonne den Boden stark erwärmt, aus den Bäumen und Kräutern in die Höhe steigen. Trotz BAUHIN tritt daneben aber noch ein ganzes Jahrhundert lang die PLINIUS'sche Hypothese vom meteorischen Ursprung des Honigtaues immer wieder hervor; zuletzt wohl in zwei Beantwortungen einer Preisfrage der schwedischen Akademie nach dem Wesen des Honigtaus (1741), welche wenigstens das Verdienst besitzen, einen wohl begründeten Widerspruch hervorgerufen zu haben, der die Frage weiter förderte, als alle vorausgegangenen Jahrhunderte vermocht hatten. Der Widerspruch ging aus von LECHE (Abh. der schwedischen Akad., 1765, p. 89) und fußt auf Beobachtungen von REAUMUR (Mém. sur les insectes, tom. III, p. 44, 1734—1742) über die Blattläuse. REAUMUR hatte ein Zusammenvorkommen von Blattläusen und Honigtau bemerkt und beides anfangs in falscher, später in der richtigen Weise so verknüpft, daß er den Honigtau als ein Exkret jener Tiere bezeichnete. LECHE bestätigte dies durch eigene Wahrnehmungen und verwertete dieselben zur Abweisung der bisherigen Theorien vom Ursprung des Honigtaus. Sehr anschaulich ist seine Schilderung des Spritzens bei dem „lichtgrauen Chermes", der sich auf den Stämmen des Apfelbaumes und der Johannisbeeren aufhält: „da sitzet er und sauget das callöse Wesen. Aus seinem Hinterteile geht ein kleiner, klarer Tropfen heraus, den die Ameisen erwarten und wie einen Bissen mit ihren Zähnen wegtragen. Es ist angenehm, zu sehen, wie die Ameisen, wenn kein Saft vorhanden ist, mit ihren Fühlstäben den Chermes auf den Rücken klopfen. Ich bemerkete, daß der schläfrige Chermes da, gleichsam wie erwecket, etwas zum Gebrauch der durstigen Ameisen von sich gab". LECHE's Angaben fanden indes ebensowenig wie die REAUMUR's die gehörige Beachtung. Sie waren nicht ausgedehnt genug, um eine andere Entstehung des Honigtaus auszuschließen, für welche bisher zwar keine einzige exakte Beobachtung, dafür aber um so mehr theoretische Erklärungen vorhanden waren.

2. Entwickelung der Lehre vom vegetabilischen Honigtau.

Namentlich in den Kreisen der Botaniker faßte allmählich eine Ansicht immer fester Fuß, welche in ihren Grundzügen auf BAUHINUS zurückgeht. PLENCK führt 1794 in seiner Einteilung der Pflanzenkrankheiten unter der Rubrik II, Profluvia neben

Haemorrhagia, Lachrymatio gemmarum und Albigo (Mehltau) auch den Honigtau Melligo auf, und seitdem dürfte diese rätselhafte Krankheit in wenigen Büchern über Phytopathologie fehlen.

Bei dem häufigen Vorkommen der Sekretion von süß schmeckenden Flüssigkeiten in den Nektarien hatte der Gedanke, daß der Honigtau eine Ausschwitzung der Pflanzen sei, um so weniger etwas Befremdendes, als dieser sich qualitativ mit dem Nektariensaft verwandt zeigte. In der Folgezeit mangelte es denn auch nicht an Beobachtungen, welche seine thatsächliche Berechtigung darthun sollen.

Besonders ausführlich sind die Angaben, welche Treviranus in seiner Physiologie der Gewächse (II a, Bonn 1838) macht. „Auch ohne allen drüsigen Apparat", heißt es l. c. p. 36, „können süße Säfte aus grünen Pflanzenteilen ausschwitzen, und es bedarf dazu nur einer sehr warmen, anhaltend trockenen Luftbeschaffenheit. Am Ölbaume, mehreren Ahornen, dem Walnußbaume, den Weiden, Ulmen, Fichten ist dergleichen von Lobel und Pena, von Tournefort, Reneaume und anderen beobachtet worden, und schon Plinius hatte Kenntnis davon. An Weißpappeln und Linden habe ich es mehrmals während einer heißen und trockenen Sommerwitterung bemerkt, sowie an Carduus arctioides und an Orangebäumen, wenn die Luft der Gewächshäuser zu warm und trocken war (Verm. Schr. IV, 87). Das Sekret erschien stets auf der Oberseite der Blätter in zerrinnenden Tropfen, die endlich zusammenflossen und einen Überzug bildeten, der teilweise auch abfloß." Die Art und Weise des Austritts des Sekrets sei unbekannt, doch hätten etwa vorhandene Poren nichts damit zu thun. Hervorzuheben ist, daß Treviranus die oben citierten Beobachtungen über den Zusammenhang von Honigtau mit Blattläusen kennt. „Manche haben", sagt er weiter, „die süßen Säfte auf den Blättern ohne Unterschied für Erzeugnisse der Blattläuse und ihnen ähnlicher Tiere halten wollen (P. Bergmann und Cl. Bjerkander in den Schwed. Abh. für 1779, p. 278, und 1784, p. 241). Allein sie verwechseln zwei in der Art ihres Vorkommens offenbar verschiedene Produkte, wovon das eine tierischen, das andere pflanzlichen Ursprungs ist."

Eine Ergänzung der Äußerungen Treviranus bilden Mitteilungen von Th. Hartig (Forstliches Konversationslexikon, 1834, p. 409), der auf den Laubblättern von Rosen Honigtau beobachtete und in Verbindung damit eigentümliche Veränderungen im Blattgewebe wahrgenommen haben wollte. Der Honigtau trat nach

ihm aus der oberen Blattepidermis in kleinen Tröpfchen aus, in welchen sich der Zuckerstoff sehr bald in rautenförmigen und kubischen Krystallen ansetzte. Mit seiner Ausscheidung hatten sich die Blätter sehr verändert. Die grüne Farbe war verschwunden und durch eine graue ersetzt, und die Zellen, welche in gesundem Zustande nach außen gewölbt waren, zeigten sich als Vertiefungen. Die grünen Zellensaftkügelchen des Diachyms der Blätter waren an denjenigen Stellen verschwunden, wo ihnen Honigtau entquollen war, und es fand sich hier in jeder Zelle nur eine einzige sehr große, meist die Hälfte der Zellen ausfüllende wasserklare Blase, die aus abgesondertem Honig zu bestehen schien.

Nun war anscheinend alles vorhanden, was zur Konstatierung eines vegetabilischen Ursprungs des Honigtaus gefordert werden konnte. Zwei hervorragende Forscher hatten ihn gesehen, und der eine von ihnen auch mit seiner Bildung verknüpfte, histologische Störungen aufgefunden. 1841 schließt sich denn auch Meyen in seiner Pflanzenpathologie Treviranus an, indem er außer dem unbestreitbar ebenfalls vorkommenden Blattlaushonigtau (p. 225), auch eines anderen gedenkt, der von der Pflanze selbst als krankhafte Absonderung ausgeschieden wird, deren Auftreten dem Fortbestehen jener bald mehr, bald weniger gefährlich sei. Als etwas Neues erfahren wir bei Meyen, daß die uralten Angaben über einen Zusammenhang zwischen dem Auftreten des Honigtaus und einem Wechsel heißer Tage mit kalten Nächten sich inzwischen zu einer Theorie verdichtet haben. Die Honigtaukrankheit soll durch schnellen Temperaturwechsel verursacht werden, „wenn nämlich nach kalten Nächten plötzlich heißes Wetter mit Sonnenschein eintritt". Meyen selbst giebt für seine Person indes der Meinung Ausdruck, daß man die Ursache des Honigtaues nur insofern kenne, als er zu den „inneren Krankheiten" zu rechnen sei.

Skeptischer als Meyen äußert sich Schlechtendal in einem Aufsatze „Über den Zucker auf den Blättern", welcher im zweiten Jahrgange der Botanischen Zeitung (1844, p. 6) erschienen ist. Er entdeckte immer, wo er „süße, klebrige Blätter" fand, auch nahe oder ferne die Aphiden als Produzenten, weist aber doch die Möglichkeit eines Vorkommens von vegetabilischem Honigtau nicht ab und citiert auch zwei dem letzteren günstige Äußerungen, ohne sie ausdrücklich zu widerlegen. Die erste dieser Äußerungen findet sich bei Goethe (Zur Morphologie, I, p. 294 ff., Cotta 1817), wo ein starkes Honigtauvorkommen an Linden und Reineclauden

ziemlich ausführlich beschrieben wird. Ihr zufolge ist der Honigtau eine von den Aphiden unabhängige Ausscheidung der Pflanzen, welche dadurch zustande komme, „daß", wie SCHLECHTENDAL GOETHE's Mitteilung zusammenfaßt, „anfangs eine starke Aufnahme vieler Nahrung bei behinderter Verdunstung statthabe, dann aber, durch Wärme und heitere Luft begünstigt, die Ausdunstung desto stärker werde und die Ausschwitzung erfolge, aus welcher die trockene Luft die wässerigen Teile hinwegnähme und die gehaltvolleren auf den Blättern zurücklasse". Die Erscheinung wird hier, wenn ich den Autor richtig verstehe, mit der Wasserausscheidung aus den Blättern zusammengestellt, welche bei vielen Pflanzen in der Morgenfrühe stattfindet, wenn die Luft mit Wasserdampf überladen und daher die Verdunstung aufgehoben ist. Dieser Vorgang läßt sich jederzeit hervorrufen, wenn man gut bewurzelte Pflanzen in einen sehr feuchten Raum, z. B. unter eine mit nassem Fließpapier ausgekleidete Glasglocke, bringt. Das Fortdauern der Wurzelthätigkeit führt hier eine Überfüllung der Gewebe mit Wasser herbei, welche einen Austritt von solchem in die Intercellularräume und selbst auf die Oberfläche der Blätter zur Folge hat.

Ist die Meinung unseres Autors richtig, so besteht zwischen dieser Erscheinung und der Bildung des Honigtaus nur der eine Unterschied, daß es sich bei dem letzteren um mit überschüssigen süßen Nährstoffen, also Assimilationsprodukten, beladenes Wasser, bei der ersteren um gewöhnliches Wasser handelt, wie es die Wurzeln aus dem Boden aufnehmen. In der That ist aber noch ein anderer wichtiger Unterschied vorhanden. Der Honigtau tritt an ganz beliebigen Punkten der Blattfläche ohne allen Zusammenhang mit den Poren auf, welche ohnedies auf der ihn gewöhnlich tragenden Oberseite relativ selten zu sein pflegen, während das austretende Wasser seinen Weg gerade durch jene Poren, Wasser- und Luftspalten, nimmt. Nur drei Fälle sind mir bekannt geworden, in welchen es durch die Cuticula hindurchgepreßt werden soll. Sie finden sich in einer Abhandlung von MOLL (Versl. a. Med. d. k. Akad. v. Wetensch. Afd. Naturk., 2. R., 15 Deel, Amsterdam 1888, p. 237), der bei *Peristrophe speciosa*, *Cestrum roseum* und *Datura sanguinea* bei Überfüllung der Gewebe das Wasser nicht aus Spalten, sondern durch die unverletzte Cuticula hindurch austreten läßt. Aber auch diese Fälle, die einzigen unter 84 anderen, in welchen das Wasser nur aus Spalten hervorkam, sind nicht ganz sichergestellt. Ich konnte

an Datura sanguinea Moll's Angaben nachprüfen und fand hier unter jedem einzelnen der ausgetretenen Tropfen Spalten vor. Bemerkt sei noch, daß Moll die Überfüllung nicht durch Aufhebung der Verdunstung hervorrief, sondern dadurch, daß er in beblätterte Zweige der Versuchspflanzen mittelst Quecksilberdruck Wasser einpreßte.

Bezeichnet hiernach Schlechtendal die citierte Anschauung über den Honigtau mit Recht als „etwas aus der Luft gegriffen", so gilt dasselbe von der zweiten von ihm angeführten, die von Nees von Esenbeck herrührt (Goethe, Zur Morphologie, II, p. 81). Nach ihr nähren jene ausschwitzenden Säfte „die Blattläuse, wenn sie sich erst einmal eingefunden haben, und diese vermehren sich in demselben Maße, in welchem sie besser genährt werden". Wir kommen weiter unten auf diesen Punkt zurück. Wegen der hervorragenden Stelle, an welcher sie sich findet, mehr als wegen ihrer eigenen Bedeutung verdient aus dem Jahre 1844 noch eine Stelle aus Ratzeburg's Forstinsekten (III, p. 213) Erwähnung. Ratzeburg selbst giebt an, daß Sulzer (Abgek. Geschichte d. Insekten, Winterthur 1776), Schrank (Fauna boica, II, Ingolstadt 1801), Bouché und zum Teil auch Schlechtendal (l. c.) den Honigtau den Blattläusen allein zuschreiben oder sie wenigstens großen Teil daran nehmen lassen. Er selbst habe nur wenig Erfahrung darüber gesammelt. Dann führt er als Gewährsmann Pfeil auf, der ihn auf Erbsen und Hölzern beobachtete. „Geht im Sommer", heißt es weiter, „besonders in der ersten Hälfte des Juni, anhaltende und trockene Wärme leicht in von Regen begleitete Kühle über, so wird öfters nach einer einzigen Nacht besonders in niedrigen, der Verdunstungsfolge mehr ausgesetzten Niederungen alles vom Honigtau bedeckt. ... Hier ist also offenbar eine Verstimmung, eine perverse Thätigkeit, unterdrückte Hautthätigkeit, oder wie man es nennen will, eingetreten. Bäume, welche bei feuchtem, warmem Wetter mit Säften überladen werden, helfen sich durch Thränen aus den Gefäßbündelspuren der Blattstielnarben, wo aber dies Thränen durch plötzlich erniedrigte Temperatur unmöglich gemacht wird, müssen die Säfte eine andere Richtung nehmen. Blattläuse sind in der Ausdehnung nicht zu finden, am wenigsten bei der Erle, kommen auch selten so urplötzlich, können am wenigsten so schnell verschwinden, daß am Morgen, wo der Honigtau da ist, nicht noch eine zurückgeblieben sein sollte. Überdies soll dieser Honigtau der Holzgewächse, welcher auch in Treibhäusern vorkommt, kein echter süßer Honigtau sein, wie

Herr Bouché behauptet, dessen Überzeugung ist, daß echter Honigtau nur von Blattläusen herrühren könne. Dasselbe versichern mich (Ratzeburg) einsichtsvolle Landleute in bezug auf die Erbsen. . . . Man muß daher den durch die Blattläuse und den durch meteorische Einflüsse veranlaßten Honigtau wohl unterscheiden." Schälen wir aus obigem, soweit es verständlich ist, den Kern heraus, so finden wir als Gründe dafür, daß es sich in den Pfeil'schen Beobachtungen um vegetabilischen Honigtau handle: 1) das plötzliche Auftreten desselben, und 2) das Fehlen oder die zu geringe Anzahl von Blattläusen. Die zugehörige Theorie ähnelt der bei Schlechtendal citierten. Ratzeburg selbst scheint der Sache mit lebhaften Zweifeln gegenüberzustehen.

Hatte in den 30er und 40er Jahren, wie wir sehen, die Überzeugung vom Vorhandensein eines vegetabilischen Honigtaus scharfen Ausdruck gefunden, so stehen sich im folgenden Jahrzehnt wieder zwei Autoritäten gegenüber, von welchen die eine, Kühn, seine Existenz leugnet, während die andere, Unger, für ihn eintritt. Der Vollständigkeit wegen muß außerdem eine Arbeit von Th. Gümbel erwähnt werden (Jahresbericht der K. Landwirtschafts- und Gewerbsschule zu Landau in der Pfalz, 1855/56, und Flora 1856, p. 525), in welcher die Entstehung des Honigtaus aus auf die Blätter gefallenem Pollen behauptet wird. Der in Tautröpfchen ausgetretene Inhalt der Pollenzellen soll zu jener „schmierigen Materie" sich ausbilden, welcher der Verfasser weiterhin noch die wunderbarsten Eigenschaften zuschreibt. Unger veröffentlichte 1857 in den Berichten der Wiener Akademie (Math.-nat. Klasse, 25) eine Abhandlung „Zur näheren Kenntnis des Honigtaus", in welcher er verschiedene von ihm beobachtete Honigtau-Vorkommnisse beschreibt und einige Honigtau-Analysen mitteilt. Die Gründe, welche er für den vegetabilischen Charakter der Exkretion anführt, sind sämtlich indirekter Natur und gipfeln in dem folgenden Schlusse: Ein langes, „auf sorgfältige und mehrmals wiederholte Beobachtung gegründetes Verzeichnis von Honigtau tragenden und davon gänzlich freien Pflanzen, welche häufig hart nebeneinander standen, spricht keineswegs für solche nähere Ursachen, welche außerhalb der Pflanze liegen, sondern deutet vielmehr darauf hin, daß die Hervorbringung des honigartigen Blattüberzuges von den Pflanzen selbst bewerkstelligt werde". Die Abwesenheit von Blattläusen auf den Honigtaupflanzen wird von Unger nicht nachgewiesen, im Gegenteil giebt er in mehreren Fällen ausdrücklich an, es seien solche zugegen gewesen, nur nicht so viele, daß daraus die Menge

des aufgetretenen Honigtaus sich hätte erklären lassen. Die Frage, wie viel Honigtau denn eventuell eine Blattlaus produzieren könne, wird nicht berührt, obwohl von ihrer Beantwortung die Berechtigung der UNGER'schen Ansicht ganz und gar abhängt. Auch KÜHN hat diesen Kardinalpunkt nicht berücksichtigt. Er sagt (Krankheiten der Kulturgewächse, 1858): „Das Vorkommen des Honigtaus auf leblosen Gegenständen und die deutlich und unzweifelhaft wahrnehmbare Ausscheidung einer dem Honigtau völlig gleichen Substanz durch die Schild- und Blattläuse widerlegt aufs vollständigste die Ansicht, es sei der Honigtau vegetabilischen Ursprunges." „Ich habe große Tröpfchen am After der Schildläuse hängen sehen und beobachtete, wie die Abscheidung dieser Flüssigkeit zu manchen Zeiten, namentlich nach warmen, stillen Nächten eine bedeutendere ist." Die vorerwähnte Lücke in KÜHN's Beobachtungen rechtfertigt es, daß er es nicht unternimmt, „den Aussprüchen und Erfahrungen von Autoritäten über die Entstehung des Honigtaus durch Ausschwitzung ausdrücklich entgegenzutreten". Er hat es eben unterlassen, zu zeigen, daß jedes noch so starke Auftreten von Honigtau sich auf die Thätigkeit der Aphiden zurückführen läßt, und vermag deshalb, trotz der unleugbaren Vorzüge seiner Ansicht, UNGER und seine Vorgänger nicht definitiv zu widerlegen. So wird es verständlich, daß schon wenige Jahre nach dem Erscheinen seines Werkes der vegetabilische Honigtau abermals auftaucht. HALLIER nennt in seiner Phytopathologie (1868) den Honigtau unter den durch den Chemismus des Bodens vermittelten Krankheiten als eine durch abnorme Ernährungsverhältnisse veranlaßte Exkretion, welche neben dem Blattlaushonig eine Rolle spielt und „als ein höchst bedenkliches pathologisches Symptom angesehen werden muß". Das Beobachtungsmaterial erfährt nur eine Bereicherung von zweifelhaftem Werthe. HALLIER beobachtete bei einer Myrte nach mangelhaftem, von Blattabfall gefolgtem Umpflanzen das Auftreten einer süßen Flüssigkeit auf den übrig gebliebenen Blättern, welches er mit dem Honigtau in Parallele stellt und durch die Annahme zu erklären sucht, daß die wenigen noch vorhandenen Blätter nicht imstande seien, die gehörige Verdunstung einzuleiten und deshalb der überschüssig durch die Wurzeln zugeführte Saft in Tropfen austrete. Abgesehen von allen sonstigen dieser Erklärung anhaftenden Bedenken wird der Fall dadurch für unsere Frage belanglos, daß der Autor zufügt: „Der süße, zuckerhaltige Saft scheint außerordentlich günstig auf die Ernährung und Vermehrung

der Schildläuse einzuwirken, die sich auf solchen stockenden Pflanzen in Masse einfinden und nun denselben ernstliche Gefahr drohen."

Wir begegnen hier zum zweiten Male der noch öfter auftauchenden Meinung, daß die Pflanzenläuse durch den Honigtau angelockt würden und sich von ihm ernährten. Es ist höchst unwahrscheinlich, daß diese Tiere mit ihrem ausgesprochenen Stech- und Saugmund die auf der freien Oberfläche der Blätter in dünner Schicht ausgebreitete klebrige Masse überhaupt aufnehmen können; außerdem aber widerlegt sich jene Idee sehr einfach dadurch, daß die Blattläuse und oft auch die Schildläuse vorzugsweise, die ersteren nicht selten ausschließlich, die Unterseite der Blätter als Aufenthaltsort benutzen, während der Honigtau fast immer nur auf der Blattoberseite auftritt. Vor allem aber mangelt jeder Nachweis dafür, daß im vorliegenden Falle die Schildläuse beim Zustandekommen der Exkretion nicht beteiligt waren. Ein solcher müßte um so mehr gefordert werden, als ich selbst, wie hier beiläufig erwähnt sein mag, beim Umpflanzen einer schildlausfreien Myrte genau nach HALLIER's Angaben keine Spur einer abnormen Sekretion wahrnehmen konnte. Auch HALLIER's Äußerungen bezeichnen somit keinen Fortschritt über LECHE und TREVIRANUS hinaus.

3. Die Lehre vom Honigtau in der Gegenwart.

In der Folgezeit sind die Jahre zwischen 1872 und 1877 am reichsten an Mitteilungen über den Honigtau gewesen, und zwar schien am Ende dieser Periode wieder wie zu TREVIRANUS' und TH. HARTIG's Zeit die Existenz des vegetabilischen Honigtaus absolut sichergestellt zu sein.

Den Reigen eröffnet BOUSSINGAULT mit einem vor der Pariser Akademie gehaltenen Vortrage (Compt. rend., t. 74, 1882, p. 87 u. p. 472). Er hatte bei Liebfrauenberg in den Vogesen eine Linde mit so großen Mengen von Honigtau beobachtet, daß er ihr das Material für eine Analyse entnehmen konnte. Blattläuse kamen dabei zwar zur Beobachtung; sie traten seiner Meinung nach aber später auf als der erste Honigtau und sollen sich dann gleichzeitig mit ihm vermehrt haben, indem sie von ihm lebten. Die letztere Bemerkung bedarf nach dem Vorhergegangenen keiner Widerlegung, und BOUSSINGAULT's Meinung blieb denn auch nicht ohne Widerspruch. Der Streit spitzte sich schließlich auf die Frage zu, ob die Blattlaus-Ausscheidungen chemisch mit BOUSSINGAULT's

Honigtau identisch seien, deren Entscheidung dahingestellt bleibt. Die gelegentlich citierte Bemerkung FOLLIE's in demselben Bande der Comptes rendus bringt kein neues Moment in die Angelegenheit. FOLLIE berichtet nur von einem reichlichen Honigtau-Vorkommen an den Bäumen einer Promenade in Metz.

Im folgenden Jahre spielte sich ein ähnlicher Vorgang in einer Sitzung der Horticultural Society ab (Gard. Chron. and agricultural Gaz., 19. Juli 1873, deutsch im Landw. Centralblatt f. Deutschland, 1873, II, p. 445). Hier war es HOOKER, welcher die Sache des vegetabilischen Honigtaus vertrat. Er hatte auf den Blättern einer Linde Honigtauflecken auf den etwas angeschwollenen Stellen zwischen den Adern bemerkt und berichtet wörtlich weiter: „Es war sehr schwierig, in den ersten Wochen Blattläuse zu finden, und diejenigen, welche ich fand, waren sehr vereinzelt, wenig entwickelt und hielten sich beständig auf der Unterseite der Blätter auf. An den äußersten Zweigen, deren Blätter um einige Fuß von dem übrigen Laubwerk entfernt und ebenso gesprenkelt waren, fand ich kaum eine Blattlaus. Während der letzten und der gegenwärtigen Woche sind die Blattläuse zahlreicher geworden, aber immer noch verhältnismäßig selten und stets vereinzelt. Für mich ist es demnach erwiesen, daß die Bildung des Honigtaus unabhängig von der Thätigkeit der Blattläuse, vielmehr eine Funktion einer Pflanze ist, die keineswegs von Insekten beeinflußt wird; immerhin muß man aber noch sehen, ob die Blattläuse nicht in einer späteren Periode eine reichlichere Sekretion hervorrufen.“ Ich habe HOOKER's Äußerung ausführlich citiert, weil das große Ansehen ihres Urhebers sie zu einer der Hauptargumente der Anhänger des vegetabilischen Honigtaus gemacht hat. Ließ sich doch selbst CH. DARWIN durch sie überzeugen. Der Umstand, „daß die Blätter einiger Bäume unter gewissen klimatischen Bedingungen ohne die Hilfe spezieller Drüsen eine zuckerige Flüssigkeit absondern, welche häufig Honigtau genannt wird“, war eine willkommene Stütze seiner Theorie der Nektarien. Diese besteht nämlich in der Annahme, „daß ursprünglich eine zuckerhaltige Substanz im Nektar als ein überschüssiges Produkt chemischer Veränderungen im Saft secerniert würde, und daß, wenn die Sekretion zufällig innerhalb der Hülle einer Blüte eintrete, sie zu dem bedeutungsvollen Zwecke der Kreuzbefruchtung nutzbar gemacht würde, wobei sie später der Menge nach vermehrt und in verschiedener Weise aufgespeichert würde“ (Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich, übers. v. CARUS, p. 387).

Wie Boussingault erfuhr übrigens auch Hooker noch in der Sitzung einen Widerspruch, welcher aber wirkungslos blieb, weil er keine neuen Thatsachen brachte. Andererseits schloß sich an Hooker Kalender an (Landw. Centralbl., l. c.), indem er seinerseits gelegentliche Beobachtungen über Honigtau auf Linde, Ahorn und Eiche mitteilte, bei welchen er Blattläuse „in der nötigen Anzahl“ nicht hatte entdecken können.

Dies „in der nötigen Anzahl“ bildet wieder, wie schon früher bei Unger, den schwachen Punkt der sämtlichen eben citierten Ansichten. Weder Boussingault, noch Hooker, noch Kalender haben festgestellt, welches denn diese „nötige Anzahl“ von Blattläusen sein möge, und somit sind auch ihre Beobachtungen einer Kritik dringend bedürftig.

Die überzeugendste Angabe in der gesamten Litteratur des vegetabilischen Honigtaus stammt von H. Hoffmann (Landwirtschaftliche Versuchsstationen 1877). Sie enthält alle wünschenswerten Details und berücksichtigt die in Betracht kommenden Nebenumstände in einer Weise, daß ihr zufolge ein Zweifel an der Produktion von Honigtau durch die Pflanze in der That nicht mehr möglich schien. Hoffmann beobachtete Ende Mai 1876 an einem im Zimmer gehaltenen Stock von Camellia japonica die Blätter mehr oder weniger mit flüssigem, weiterhin halb fest werdendem Safte bedeckt, welcher überwiegend aus Gummi bestand, sehr klebrig, im Wasser löslich war und etwas süß schmeckte. „Namentlich die jungen Blätter zeigten massenhaft auf der Unterfläche regellos verteilte flache Tröpfchen dieser klaren, farblosen Flüssigkeit, welche allmählich zusammenflossen und abtropften, um durch neue ersetzt zu werden, so daß allmählich auch sämtliche tiefer stehende Blätter auf der oberen Fläche stellenweise benetzt wurden. Keine Spur von Insekten! Ebensowenig an den dahinter und darüber am Fenster stehenden anderen Pflanzen (Pelargonien), welche ihrerseits gänzlich frei von Honig waren. Die Absonderung war so stark, daß sie sogar noch nach dem Abschneiden zweier Blätter an diesen sich fortzusetzen und zu vermehren schien . . . . Ursache unbekannt.“

Am Schlusse seiner Mitteilung citiert Hoffmann noch eine Außerung von Regel (Gartenflora, 1863, p. 265), welcher auf Birkenblättern Honig ohne Blattläuse gesehen hat. Zu erwähnen ist endlich noch eine Mitteilung in Gardener's Chronicle (1881, I, p. 120), nach welcher in Westindien die Blumen des Mangobaumes (Mangifera indica) abfallen, ohne anzusetzen, wenn

während der Blütezeit trübes Wetter eintritt, und bald darauf die Blätter mit Honigtau bedeckt sind. Diese, stellenweise jedes Jahr auftretende „Krankheit“ soll immer nur diejenige Varietät betreffen, welche bei Eintritt der Bewölkung gerade in Blüte ist, während die früher oder später blühenden Varietäten Fruchtansatz haben. Es wird vermutet, daß es in diesem Falle der zur Ernährung der abgefallenen Früchte bestimmt gewesene Saft sei, der sich durch den Honigtau einen ungewöhnlichen Ausgang schafft. Es bedarf kaum der Worte, daß solche nicht kontrollierbaren und unvollständigen Angaben keine weitere Berücksichtigung beanspruchen können.

Im Vorstehenden ist, abgesehen von zahlreichen zerstreuten, mehr beiläufigen Äußerungen, welche ruhig vernachlässigt werden dürfen, das ganze Thatsachenmaterial mitgeteilt, welches von PLINIUS bis zu unseren Tagen bezüglich der Entstehung des Honigtaus zusammengebracht worden ist. Es ist nicht groß, hat aber doch, wie gelegentlich bereits bemerkt wurde, Theorien gezeitigt, deren neueste noch der Erwähnung bedarf. Sie stammt von SORAUER (Handbuch der Pflanzenkrankheiten, II. Aufl. I, 1886) und bildet den Gipfelpunkt der früheren theoretischen Versuche, deren ersten Anfang wir bei BAUHINUS fanden. Transpiration und Sonnenhitze spielen wieder ihre Rolle, aber auch die inzwischen erworbenen Kenntnisse über die chemische Zusammensetzung des Honigtaus werden nicht unberücksichtigt gelassen. Ihr zufolge ist der Honigtau dadurch bedingt, daß die Wurzeln der erkrankenden Pflanzen arme, steinige Bodenschichten erreichen und nicht mehr im stande sind, die normale Wasser- und Nährstoffmenge den besonders in heißer, trockener Jahreszeit stark transpirierenden und assimilierenden Blattorganen zuzuführen, wodurch eine Umwandlung der für andere Zwecke bestimmten Kohlehydrate in Zucker stattfindet, der dann ausschwitzt. Also fast genau die Umkehrung der von SCHLECHTENDAL citierten GOETHE'schen Lehre. Eine Begründung ist SORAUERS Theorie nicht beigefügt, wenn nicht etwa die folgende, von SORAUER mit ihr verknüpfte experimentelle Erfahrung als solche gelten soll. SORAUER sah auf jungen Birnbäumchen, welche in Wasserkulturen gezogen worden waren, Honigtau auftreten. Bei diesen Pflanzen, deren Wurzeln ihr ganzes Leben lang in Wasser gestanden hatten, konnte doch nicht wohl mangelnde Wasserversorgung als Ursache der Krankheit angesehen werden. SORAUER findet denn auch, daß „der Wassergehalt des Bodens unter Umständen irrelevant“ ist. Das

Wetter muß eben so heiß und die Transpiration so stark sein, daß trotz reichlichster Zufuhr der Bedarf doch nicht gedeckt werden kann, weil das Gewebe der Pflanzen nicht imstande sei, das Wasser so schnell zu leiten. Dieser Fall dürfte indes niemals verwirklicht werden. An Wasserkulturpflanzen tritt bei zu hoher Temperatur kein Honigtau auf, sondern sie werden gelb und sterben schließlich ab, wie man in Glashäusern im Sommer oft genug beobachten kann. Es muß daher angenommen werden, daß bei SORAUER's Kulturen die auf Birnen so häufigen Schildläuse im Spiele gewesen seien.

An dieser Stelle mag noch eines Mißverständnisses gedacht werden, welches sich in SORAUER's Darstellung eingeschlichen hat, Nach SORAUER hat HOOKER den Honigtau aus „etwas angeschwollenen Blattstellen hervorbrechen" gesehen. Diese „angeschwollenen" Blattstellen sind aber nichts anderes, als die von den schwächsten Nerven durchzogenen „Parenchyminseln", welche über die stärkeren Nerven etwas konvex vorspringen. Es handelt sich also nicht um pathologische Hypertrophieen, welche etwa als Symptom einer Honigtaukrankheit angesehen werden könnten, sondern um ganz normale Verhältnisse.

Am Schlusse unserer historischen Auseinandersetzung angelangt, wollen wir den dermaligen Stand der Honigtaufrage kurz zusammenfassen.

Wie bereits in der Einleitung bemerkt wurde, existieren in der Litteratur zwei Arten von Honigtau, die auch FRANK in seinem Handbuch der Pflanzenkrankheiten (p. 346) auseinanderhält: ein animalischer und ein vegetabilischer. Das Zustandekommen des ersteren mit Hilfe der Pflanzenläuse ist direkt beobachtet. Über die Art und Weise, wie die Ausschwitzung des anderen vor sich geht, ist nichts bekannt; auch über die Bedingungen, unter welchen sie erfolgt, existieren nur sehr unbestimmte Angaben.

Aufgabe weiterer Untersuchungen wäre es demnach vor allem, uns über diese letzten Punkte Klarkeit zu verschaffen. Es erhebt sich aber noch eine andere Frage. Wir sahen, abgesehen von der besonders zu besprechenden Angabe von H. HOFFMANN, als Hauptargument gegen die Beteiligung von etwa gegenwärtigen Aphiden bei den als vegetabilisch angesprochenen Honigtau-Vorkommnissen immer wieder ausdrücklich oder stillschweigend den Gedanken auftreten, daß ihre Zahl zur Erklärung der letzteren nicht genügt habe; nirgends aber ist über die Größe der bezüglichen Leistung

der Tiere irgend eine Angabe gemacht [1]). Wir müssen somit fragen, ob nicht die Feststellung der letzteren uns in Stand setzt, alle Honigtau-Vorkommnisse auf Pflanzenläuse zurückzuführen. Sollte dies der Fall sein, so würde der vegetabilische Honigtau sich zu einer Legende verflüchtigen, die aus grauer Vorzeit stammend bis auf den heutigen Tag die Wissenschaft irre geführt hat.

Kapitel II.

Das Verhältnis der Pflanzenläuse zum Honigtau.

1. Form des Vorkommens des Honigtaus.

Meine Untersuchungen über den Honigtau haben, wie ich vorweg bemerken will, zu dem Ergebnisse geführt, daß alle als solcher bezeichneten Erscheinungen — mit Ausnahme natürlich der durch parasitische Pilze bedingten Zuckerausscheidungen — auf Exkretionen von Blatt- oder Schildläusen zurückzuführen sind. Vergegenwärtigen wir uns zunächst jene Erscheinungen selbst, so wird sich zeigen, daß sie absolut nichts darbieten, was sich mit einer solchen Entstehung nicht vereinigen ließe. Die glänzenden Tröpfchen, mit deren Auftreten der Honigtau beginnt, stehen außer aller Beziehung zu dem anatomischen Bau der Blätter, auf welchen sie sich bemerklich machen. Sie sind weder an die Nerven gebunden, noch bevorzugen sie, wie Hooker, wohl durch eine allzu geringe Zahl von Beobachtungen getäuscht, behauptet, irgendwie die zwischen den stärkeren Nerven gelegenen Parenchyminseln. Sehr häufig dagegen bemerkt man die Tröpfchen in Gruppen zusammenstehen, die auf horizontal liegenden Blättern oft einen fast kreisförmigen, auf geneigten einen mehr länglichen Umriß zeigen. Vermutet man hiernach schon, daß jene Figuren nicht durch ausgeschiedene, sondern durch von einem außerhalb gelegenen Punkte her kommende Tröpfchen gebildet seien, so wird dies dadurch zur Gewißheit, daß Teile von ihnen über den Blattrand hinaus auf andere Blätter, auf Stengelteile, ja auf gar nicht zu der Pflanze selbst gehörige Dinge fallen können. Der Durchmesser der einzelnen Tröpfchen schwankt von Bruchteilen eines Millimeters bis zu einem Millimeter, doch findet man meist mehrere bis viele Tröpfchen zu größeren Ansammlungen von zäher, klebriger Flüssigkeit zusammengeflossen. Niemals sieht man indes ein Tröpfchen

1) Ob von Francis Walker im Entomologist von 1873?

wachsen, was doch möglich sein müßte, wenn es von der Pflanze secerniert würde. Auch die kleinsten sind schon ziemlich groß und behalten ihre Anfangsdimensionen unverändert bei.

Bringt man einen mit einer großen Kolonie der schwarzen Hollunderblattlaus (Aphis Sambuci L.) besetzten Stengel nach Abschneiden der Blätter in ein enghalsiges Gefäß mit Wasser und stellt das Ganze auf eine Glasplatte, so kann man die Honigtaubildung einige Stunden lang bequem beobachten. Später beginnen die Tiere unruhig umherzukriechen und herunterzufallen, als ob ihnen die Abnahme der Turgescenz des Stengels beim Saugen bemerklich würde. Bald sieht man auf der Glasplatte die Honigtautröpfchen auftreten und zugleich werden in der Kolonie, wenn sie in das rechte Licht gestellt wird, glänzende Kügelchen wahrnehmbar, die aus dem After der Tiere in weitem Bogen fortgeschnellt werden und oft mehrere Centimeter weit von dem Wassergefäß niederfallen. Denkt man sich an Stelle der Glasplatte in größerer Entfernung unter den spritzenden Läusen befindliche Blätter, so begreift sich, daß während des Falles die leichten Tropfen vom Winde noch weiter abgeweht werden können. Steht z. B. ein Rosenstock einige Meter vom Stamme einer in den oberen Regionen blattlaushaltigen Linde entfernt, so kann er dennoch von ihr Honigtröpfchen erhalten, deren Ursprung dann schwer nachzuweisen sein wird.

Sehr bequem zur genaueren Beobachtung der Richtung und Weite des Spritzens sind die gelb- bis bräunlichen Schildläuse der Camellien, weil sie, einmal festgesaugt, lange Zeit hindurch ihren Platz nicht verändern. Legt man ein Camellia-Blatt, auf dessen Unterseite sich eine Schildlaus befindet, um rasches Welken zu verhüten, unter einer Glasglocke auf ein kleines Gestell, welches gestattet, in geringer Entfernung ober- und unterhalb des Blattes Glasplatten anzubringen, so wird man nach einiger Zeit die letzteren mit Honigtropfen bespritzt finden, deren Abstände von dem Tiere sich messen lassen. Auf diese Weise konnte ich feststellen, dass die Camellia-Läuse bis 30 und mehr Millimeter, d. h. etwa auf ihre zehnfache Körperlänge horizontal und selbst 5 mm vertikal aufwärts zu spritzen vermögen. Eine ähnliche, horizontale Spritzweite fand ich für die Lindenblattlaus (Aphis Tiliae L.), und die Sambucus-Laus spritzt gewiß ebenso weit.

Besonders erschwerend für die Erkenntnis der Herkunft eines Honigtau-Vorkommens kann der Umstand werden, daß auch die geflügelten Blattläuse ihn reichlich erzeugen. So fand ich auf

einem am Ende eines Zweiges ganz frei hängenden Blatte einer im Zimmer gehaltenen Topflinde eine Gruppe mir anfangs völlig rätselhafter Honigtröpfchen. Erst ein Versuch mit einem Stückchen Papier, welches ich auf der Blattfläche hinter einer ruhig sitzenden geflügelten Laus, wie sie sich in geringer Anzahl auf dem Bäumchen aufhielten, anbrachte, belehrte mich anderen Tags, daß die ganze Gruppe als Ausscheidung einer einzigen solchen anzusehen war. Diese Versuche mit Papier habe ich in der Folge sehr oft zu wiederholen Gelegenheit gehabt. Unter Umständen ist es recht schwierig, selbst da, wo Läuse in unmittelbarer Nähe der Tropfen vorhanden sind, dieselben wahrzunehmen, da sie manchmal sehr klein sind (z. B. auf einem Zimmerexemplar von Impatiens sultani) oder auch, wie manche Gewächshausschildläuse, bei sehr flachem Körper in der Farbe den besiedelten Blattunterseiten genau entsprechen. Auch selbst stark konvexe Rindenschildläuse sind ihrer sehr vollkommenen Schutzfärbung wegen oft schwer zu sehen. Ueberall, wo ich Honigtau begegnete, dessen Ursprung mir nicht sofort klar war, bedeckte ich die betreffende Blattstelle mit Papier, und meist wurde mir dann sofort oder nach einigen Stunden die Genugthuung, auch auf diesem die Tröpfchen erscheinen zu sehen.

2. Quantitative Bestimmung des Pflanzenlausexkrets.

Um zu bestimmen, wie groß die Menge des von einer Pflanzenlaus in einem bestimmten Zeitraum ausgeschiedenen Sekrets sei, benutzte ich dieselbe Vorrichtung wie in dem oben beschriebenen Versuche mit der Camellia-Schildlaus. Folgendes sind die dabei erlangten Resultate.

Unbestimmte grüne Aphis auf Salix fragilis.

Ein Blatt mit 3 ungeflügelten Individuen wurde über eine Glasplatte unter eine feucht gehaltene Glocke gelegt. Nach jeder der in der nachstehenden Tabelle angegebenen Anzahl von Stunden wurden die auf dem Glase sich vorfindenden Tropfen gezählt und dann weggewischt. So ergab sich:

3	Läuse	hatten	erzeugt	nach	18	Stunden	21	Tropfen } von etwas über $^1/_2$
3	„	„	„	„	24	„	28	„ } mm Durchmesser
3	„	„	„	„	24	„	32	„ } durchschnittlich
3	„	„	„	„	66	„	81	„

Jede Laus hatte hiernach alle 3 Stunden einen Tropfen, in

5 Stunden etwa eine ihrem Körpervolum entsprechende Flüssigkeitsmenge ausgeschieden, ein Quantum, welches auch bei geringer Individuenzahl nach einigen Tagen schon sehr bemerklich werden dürfte.

Aphis Tiliae L. auf Tilia grandifolia. Bei kühlem Wetter im Mai 1890.

3 unerwachsene Individuen erzeugten in 10 Stunden 23 Tropfen von etwas unter 1 mm Durchmesser. Innerhalb der 8 Tage vom 8. bis 16. Mai hatten sie sich verfünffacht, d. h. ihre Individuenzahl auf 16 vermehrt und dabei 112 Tropfen geliefert, von welchen eine Anzahl zu größeren Flecken zusammengeflossen war. 16 kleine Aphiden auf einem Lindenblatte sind noch recht wenig auffallend, reichen aber, wie man sieht, schon bei ungünstigem Wetter hin, um eine relativ bedeutende Honigtaumenge hervorzubringen. Auf eine Topflinde übertragen, vermehrte sich die kleine Kolonie noch weiter. Im Hochsommer steigerte sich die Honigproduktion. Der Tisch und das in der Nähe befindliche Fenster wurden dick beschmiert, ohne daß, da ein Teil der Individuen wegflog, eine besonders große Anzahl von Aphiden vorhanden gewesen wäre.

Aphis spec. auf Acer platanoides. Mai 1890.

Die Beobachtung begann mit 2 Individuen, welche sich während der aus der zweiten senkrechten Reihe ersichtlichen Zeiträume auf die in der ersten angegebene Weise vermehrten.

2	Läuse	hatten	nach	12	Stunden	7	Tropfen	erzeugt
5	„	„	„	24	„	21	„	„
8	„	„	„	24	„	50	„	„
16	„	„	„	48	„	68	„	„

Gesamthonigproduktion nach $4^1/_2$ Tagen 156 Tropfen.

Hier hat die Zahl der Individuen sich in $4^1/_2$ Tagen bereits verachtfacht. Die Menge der Ausscheidung hat etwas weniger zugenommen, wohl weil die eben geborenen Tiere weniger produzieren als erwachsene. Wie leicht ersichtlich, kann eine erwachsene Laus in einer Stunde $^7/_{24}$ Tropfen hervorbringen. Wenn alle 16 Tiere ausgewachsen sind, würden also jede Viertelstunde 1 Tropfen, im Laufe eines Tages ca. 100 Tropfen fallen. Ein mit 15 Blättern besetzter Zweig würde demnach, wenn jedes Blatt nur 16 Läuse trüge, bereits ca. jede Minute einen oder im Tage 1440 Tropfen liefern. Im Hochsommer kann aber bei einem einmal befallenen Baume die Zahl der Läuse noch bedeutend größer

werden, so daß sich leicht begreift, wie die Oberfläche der tieferen Blätter nach einem Abwischen schon in kürzester Zeit sich wieder völlig mit Honigtau überzieht, und wie von dem Baume ein fortwährender Tropfenregen niederfällt, der dann auf unter dem Baume befindlichen Gegenständen, auf Pflaster oder Bänken sehr deutliche Spuren hinterläßt.

Aphis spec. auf Acer Pseudoplatanus var. purpureum. Ende Mai 1890.

1 Individuum erzeugte in 2 Stunden 4 Tropfen von 1 mm Durchmesser
1 „ „ „ 6 „ 9 „ „ 1 „ „

Glänzend schwarze Aphis auf Acer dasycarpum.

2 Individ. erzeugt. in 48 Std. 17 Tropf. von etwas üb. 1 mm Durchm.
1 „ „ „ 12 „ 1 „ „ $1^1/_2$ „ „

Aphis Rosae L.

2 Individuen erzeugten in 48 Stunden 18 Tropfen von 1 mm Durchmesser.

Der Honigtau der Gewächshäuser wird vorwiegend durch verschiedene Schildlausarten verursacht, über deren Leistungsfähigkeit folgende Daten Aufschluß geben.

Braune, stark gewölbte Schildlaus am Stengel von Lonicera coerulea. Mai.

Ein Individuum erzeugte an aufeinanderfolgenden Tagen 6, 8, 11 und 4 Tropfen von ca. 1 mm Durchmesser.

Gelbe, flache Schildlaus auf der Blattunterseite von Pilocarpus spec. Winter 1889/90.

Ein Exemplar lieferte 8 Tage lang jedesmal in 24 Stunden einen Tropfen von ca. 5 mm Durchmesser (= etwa 8 Tropfen von 1 mm Durchmesser).

Hellbraune Camellien-Schildlaus. Mai 1890.

1 Individuum erzeugte in 12 Stunden 16 Tropfen
1 „ „ „ 12 „ 9 „
1 „ „ „ 12 „ 9 „
} von 1 mm Durchmesser.

Die Tropfenzahlen sind nicht ganz genau, da sie z. T. durch Abschätzen größerer, durch Zusammenfließen entstandener Tropfen erhalten wurden.

Die Beobachtungen über die Camellia-Schildlaus gewinnen besonderes Interesse durch die in Kap. I citierte Mitteilung von H. Hoffmann, nach welcher auf den Camellia-Blättern Honigtau ohne Insekten auftritt. Durch die Güte des Herrn Verfassers

wurde ich in die Lage versetzt, selbst zwei sorgfältig verwahrt gewesene Blätter der Pflanze untersuchen zu können, welche zu der betreffenden Mitteilung Anlaß gegeben hatte. Beide zeigten einen großen Teil ihrer Ober- und Unterseite mit Honigtau überzogen. Derselbe trat stellenweise in Gestalt kleiner Tröpfchen auf, anderwärts als mehr gleichmäßiger Ueberzug, der hier und da zu größeren Klumpen von blaßgelber Farbe anschwoll. Die klebrige, z. T. glänzende Masse war stark mit Kohle verunreinigt, woraus hervorgeht, daß die Blätter ziemlich lange keiner Abwaschung unterworfen worden waren. Von Insekten war mit bloßem Auge nichts auf ihnen zu finden, bei genauerer Musterung mit der Lupe aber entdeckte ich 2 sehr flache, etwa 1 mm lange Schildläuse, und als ich den Honigtau mit Wasser von den Blättern abspülte, kamen ihrer noch mehrere zum Vorschein. Schließlich schwammen in dem Waschwasser 20—30 kleine, mit der Lupe eben noch erkennbare neben einigen größeren Individuen umher. Läßt man die ersteren außer Acht, so darf doch angenommen werden, daß mindestens 6 Schildläuse ihr Exkret auf die untersuchten Blätter gespritzt haben. Es erhebt sich nun die Frage, ob hieraus das Zustandekommen der vorgefundenen Honigtaumenge sich erklären läßt. Das Trockengewicht derselben ergab sich zu 0,28 Gramm. Um die von einer Laus produzierte Gewichtsmenge festzustellen, brachte ich unterhalb einer solchen ein Glimmerblättchen an, trocknete das Exkret von je 24 Stunden bei 100° im Exsiccator und wog dann. So ergab sich an fünf aufeinanderfolgenden Tagen als Trockengewicht der jedesmaligen Ausscheidung nebst dem Glimmerblättchen:

0,0010 g
0,0015 „
0,0020 „
0,0025 „

d. h. das Versuchstier erzeugte alle 24 Stunden 0,5 Milligramm getrockneten Honigtaus. Schreiben wir den 6 Läusen der Hoffmann'schen Camellien eine Thätigkeit von gleicher Intensität zu, so würden dieselben zur Produktion der 0,28 Gramm Honigtau ca. 100 Tage, also die Zeit von Ende Januar bis Anfang Mai, dem Einsammlungstermin, nötig gehabt haben. Daß in der That während dieser Zeit keine Störung der Honigansammlung durch Reinigung der Pflanze stattgefunden habe, ergiebt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, wie oben bemerkt, aus der in dem Honigtau gefundenen Kohlenmenge.

Hinzugefügt sei noch, daß ich bei allen den zahlreichen untersuchten Gewächshaus- und Zimmercamellien stets eine stattliche Anzahl von Schildläusen auf beiden Seiten der Blätter — gewöhnlich längs des Mittelnervs — sowie an den jüngsten Stengelteilen wahrnehmen konnte. Man darf sich nicht täuschen lassen durch das Vorkommen dicht mit Schildläusen bedeckter Pflanzen, welche gleichwohl ohne Honigtau sind. Die scheinbaren Läuse sind hier nur leere Schildchen, welche die junge Brut bedecken.

Vergleicht man die Resultate der mitgeteilten quantitativen Untersuchungen miteinander, so ergiebt sich, daß die verschiedenen Tiere in der gleichen Zeit sehr verschiedene Honigtaumengen hervorbringen können. Reduzieren wir die gefundenen Zahlen auf die von je einer Laus in 24 Stunden gelieferten Mengen, so erhalten wir folgende Tabelle:

1 Aphis Tiliae	erzeugt	in	24	Stunden	19 Tropfen,
1 Aphis auf Acer dasycarpum	„	„	24	„	4 „
1 Aphis auf Acer P. var. purpureum	„	„	24	„	48 „
1 Aphis Aceris Fab. (?) auf Acer platanoides	„	„	24	„	9 „
1 grüne Weiden-Aphis	„	„	24	„	9 „
1 Aphis Rosae	„	„	24	„	6 „
1 Lonicera-Schildlaus	„	„	24	„	8 „
1 Camellia-Schildlaus	„	„	24	„	13 „

Die obigen Zahlen besitzen natürlich nur als ungefähre Anhaltspunkte Wert, um so mehr als individuelle Unterschiede zwischen Exemplaren der nämlichen Art und die sicherlich vorhandene Abhängigkeit des Stoffwechsels der Tiere vom Wetter nicht berücksichtigt worden sind. Unter Vorausschickung dieser Verwahrung darf dennoch darauf hingewiesen werden, daß die Läuse der Pflanzen, an welchen der Honigtau seiner Menge wegen besonders häufig zur Beobachtung kommt, Linden, Ahorn und Camellien, auch in der Tabelle mit den größten Zahlen auftreten.

Die mitgeteilten Beobachtungen lehren, daß auch der hochgradigste Honigtau sich auf eine verhältnismäßig geringe Anzahl von Pflanzenläusen zurückführen läßt. Damit ist den vorhandenen Angaben über ein Vorkommen vegetabilischen Honigtaus bereits der Boden entzogen. Einige nun noch zu besprechende Punkte besitzen nur mehr untergeordnete Bedeutung.

3. Zusammenhang des Honigtaus mit dem Wetter.

Die Beobachtungen über den Zusammenhang des Honigtaus mit trockenem, heißem Wetter, welche zu der anthropomorphistischen

Vorstellung eines Schwitzens der Pflanzen im Hochsommer Anlaß gegeben haben, erklären sich einfach daraus, daß die Vermehrung vieler Blattläuse im Sommer ihren Höhepunkt erreicht und ihr in Wasser leicht lösliches Exkret durch einigermaßen starke oder dauernde Regengüsse von den Blättern abgewaschen wird. Aus dem letzteren Grunde bedarf es, solange die Zahl der Tiere noch gering ist, längerer Trockenperioden, um eine auffallende Honigtaumenge zustande kommen zu lassen. Sind später mehr Tiere vorhanden, so genügen nach einem Gewitterregen wenige trockene Stunden zur Regeneration der Erscheinung.

Beachtenswert ist auch die Hygroskopicität vieler Honigtauarten. Aus ihr erklärt es sich, daß der Honigtau so häufig am frühen Morgen nach einer kalten Nacht zwischen heißen Tagen bemerkt wurde. An einem solchen Morgen ist die Luft mit Wasserdampf übersättigt. Es tritt dann entweder die Bildung von gewöhnlichem Tau ein, der den Honigtau lösen und so selbst süß werden kann, oder die am Tage eingetrockneten und unscheinbar gewesenen Honigtautröpfchen schwellen durch hygroskopische Wasseraufnahme an und sind nun plötzlich sehr auffallend geworden.

Endlich kann es zur Beurteilung eines Honigtau-Vorkommens von Wichtigkeit sein, die Verteilung der Blattläuse an der Nährpflanze zu kennen. An Kastanien (verschiedenen Aesculus-Arten) fand ich auf den Blättern reichlich Honigtau, ohne daselbst eine Blattlaus entdecken zu können. Schließlich stellte es sich heraus, daß die Tiere hier nur an den Blütenständen saßen, von dort aus aber die Blätter in weitem Umkreise verunreinigten.

Der Vollständigkeit wegen könnte ich eine Liste der Pflanzen aufführen, auf welchen bisher Honigtau beobachtet worden ist. Dieselbe würde indes allzu lang ausfallen. Es genüge zu sagen, daß sie, soweit sie von früheren Beobachtern herrührt, mit einer einzigen Ausnahme, der von Unger (l. c.) angeführten Scrophularia nodosa, nur Pflanzen umfaßt, welche von Pflanzenläusen bewohnt werden. Ich selbst könnte noch eine Anzahl anderer beifügen, welche nicht selbst Blattläuse trugen, aber unter von solchen besetzten anderen Pflanzen wuchsen. Ihnen ist ohne Zweifel die Unger'sche Scrophularia anzuschließen, welche ohnedies nur geringe Mengen oder gar „Spuren“ von Honigtau getragen hat. Daß in den Listen fast nur Bäume figurieren, hat seinen Grund darin, daß auf Kräutern die Erscheinung weniger auffallend und deshalb weniger beachtet worden ist.

4. Falscher Honigtau.

Anhangsweise mögen an dieser Stelle noch einige Erscheinungen Besprechung finden, welche entweder schon früher mit dem eigentlichen Honigtau verwechselt worden sind oder doch zu Verwechselungen führen könnten.

Die bisher allein berücksichtigten Blatt- und Schildläuse sind nicht die einzigen Tiere, welche das Auftreten süßer Flüssigkeiten auf der Oberfläche von Pflanzenteilen veranlassen können. Auch die Buckelzirpen scheinen eine süße Flüssigkeit abzusondern, wenigstens wird angegeben, daß sie wie die Blattläuse von honigfressenden Ameisen besucht werden. Nach Notizen, deren Benutzung ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. H. Hoffmann in Gießen verdanke, ruft der Biß eines Käfers der Gattung Orchestes auf jungen Eichenblättern eine Honigausscheidung hervor und soll der Stich des Apfelblütenstechers (Rhynchites spec.?) eine solche an den Knospen des Apfelbaumes verursachen. Ich selbst beobachtete einen dicken Honigtropfen in der Höhlung einer stark angefressenen Rosenknospe und fand auf Syringa vulgaris kleine Raupen, welche Tröpfchen einer süßen Masse erzeugten. Allbekannt ist, daß der Mutterkornpilz (Claviceps purpurea) zur Zeit der Gonidienbildung eine Zuckerbildung auf seiner Nährpflanze veranlaßt, welche seit lange als Honigtau bezeichnet wurde und früher gemeinsam mit dem anderen Honigtau abgehandelt zu werden pflegte.

Eine täuschende, wenn auch nur äußerliche Ähnlichkeit mit dem Honigtau besitzt die Ausscheidung der jungen Blätter von Prunus avium, welche Reinke (Göttinger Nachrichten 1873) näher untersucht hat. Man findet im Sommer die eben entwickelten Blätter mit Flecken einer klebrigen Masse bedeckt, welche einen intensiv bitteren Geschmack besitzt. Sie ist nach Reinke ein harziges oder schleimiges Produkt der Blattzähne oder auch der gesamten Blattfläche, das aber nicht etwa ausgeschwitzt wird, sondern durch eine Veränderung eines Teiles der Außenwände von Epidermiszellen entsteht, deren Cuticula es blasenförmig auftreibt und schließlich sprengt. Die Blattspitzenzähne der meisten Amygdaleen sowie vieler anderer Pflanzen zeigen ein ähnliches Verhalten.

Ferner sind mit dem Honigtau nicht zu verwechseln die Zuckerausscheidungen der extrafloralen Nektarien, d. h. der an Blättern, Nebenblättern oder Blattstielen auftretenden Drüsen, welche oft

lange Zeit hindurch eine süße Flüssigkeit absondern. In einem späteren Kapitel wird noch von ihnen die Rede sein. Hier seien nur die sogenannten Regenbäume erwähnt, von welchen in der Litteratur als besondere Merkwürdigkeit mitgeteilt wird, daß von ihren Blättern ein fortwährender Tropfenregen herniederfalle. Zur Erklärung dieser Erscheinung hat man ein besonderes Vermögen jener Pflanzen angenommen, den in der Luft gelösten Wasserdampf zu verdichten und sich so einen künstlichen Regen zu verschaffen. Weniger abenteuerlich klingt die Ansicht, nach welcher die extrafloralen Nektarien der betreffenden Bäume die Flüssigkeitsspender sind. Nach W. F. Thiselton Dyer (Nature, 1878, No. 435, p. 349, nach Just's bot. Jahresber., 1878, p. 326) ist aber auch sie unrichtig. Der genannte Autor giebt an, daß Spruce bei Calliandra oder Pithecolobium Saman, einer von Ernst aus Venezuela (Bot. Zeitung 1876, p. 35) als Regenbaum beschriebenen Leguminose, fand, daß Cicaden, welche sich an den jungen Blättern und Zweigen aufhalten, den Regen hervorrufen. Demnach hätten wir es hier und wohl auch in anderen Fällen — Spruce erwähnt noch eine Acacia und Andina inermis, de Candolle (Pflanzenphysiol. 1833, Bd. I, p. 511), Caesalpinia pluviosa — mit einem wirklichen Honigtau zu thun, der dem unserer einheimischen Bäume auch darin gleicht, daß er von Ameisen aufgesucht wird (vgl. Thiselton Dyer l. c.).

Kapitel III.

Versuche über die Möglichkeit des vegetabilischen Honigtaus.

Eine früher nicht erwähnte Seite der Honigtaufrage hat Wilson berührt, dessen Resultate auch in Pfeffer's Pflanzenphysiologie (I, p. 179) berücksichtigt sind. Von Wilson angestellte Untersuchungen über die Wasserausscheidung in den Nektarien (Unters. a. d. botanischen Institut zu Tübingen, h. v. Pfeffer, I, p. 1) hatten diesen zu der Anschauung gebracht, daß eine solche auf osmotische Saugung zurückzuführen sei. Der zu Anfang der Sekretion aus den Nektardrüsen auf die Oberfläche der Nektarien

ausgetretene Zucker zieht nach WILSON durch osmotische Vorgänge aus dem Inneren der Nektariumzellen heraus durch die Zellwände hindurch Wasser an sich. So entsteht auf dem Nektarium der süße Flüssigkeitstropfen, welcher den Insekten zur Lockspeise dienen soll. Er kann sich so lange erneuern, als noch Teile der osmotisch wirksamen Substanz an der Außenfläche der Zellen vorhanden sind.

An der citierten Stelle meint PFEFFER im Anschluß an WILSON (l. c. p. 15), auch die Wasserausscheidung des sogenannten Honigtaus dürfte eine Folge osmotischer Saugung sein, da die secernierte Flüssigkeit reich an zuckerhaltigen Stoffen sei. Diese Äußerung bezieht sich, wie aus dem nächsten Satze hervorgeht, auf den vegetabilischen Honigtau UNGER's und BOUSSINGAULT's, welcher nach den Auseinandersetzungen der Kap. I und II nicht existiert; sie kann aber auch auf den Blattlaushonig angewendet werden. Es wäre denkbar, daß die kleinen, von den Blattläusen gelieferten Honigtröpfchen auf der Blattfläche die Rolle der osmotisch wirksamen Substanzen der Nektarien spielten und so verhältnismäßig große Flüssigkeitsmengen aus den Blattzellen herauszögen, welche dann die hohen Grade von Honigtau darstellen würden, die den Beobachtern besonders rätselhaft zu erscheinen pflegten. Eine verschwindend geringe Anzahl von Blattläusen müßte unter diesen Voraussetzungen zur Erzeugung sehr auffallender Honigtaumassen imstande sein, womit alle vorhandenen Mitteilungen sich aufs beste vereinigen ließen.

Die Zuckerausscheidung der Nektarien erfolgt nach STADLER (Beitr. z. Kenntnis der Nektarien etc., Berlin 1886, p. 73) nur in verhältnismäßig wenigen Fällen durch die Cuticula hindurch, welche die ganze übrige Pflanze als nur durch die Spaltöffnungen unterbrochenes Häutchen überzieht, und gerade dieses Fehlen der Cuticula in dem einen, ihr unversehrtes Vorhandensein in dem anderen Falle ist es, was einen Vergleich zwischen den Nektarien und den Honigtau tragenden Pflanzenteilen nicht ohne weiteres zuläßt. Daß Cellulosewände für Wasser, Krystalloid- und viele Kolloid-Lösungen leicht durchlässig sind, ist bekannt, ebenso aber auch, daß die Cuticula von allen diesen Substanzen nur schwer passiert wird. Es folgt dies ohne weiteres aus der praktischen Verwendbarkeit des Korks, dessen wesentlicher Bestandteil ja mit der Cuticula übereinstimmt, zu flüssigkeitsdichten Verschlüssen. Außerdem existieren darüber besondere Versuche. HOFMEISTER

(Pflanzenzelle, 1867, p. 238) fand, daß auch durch eine sehr dünne, nur 4—5 Zellen dicke Korkschicht, wie sie die Schale einer jungen Kartoffel bietet, selbst bei dem Drucke einer 300 Millimeter hohen Quecksilbersäule kein Wasser filtriert, und ZACHARIAS (Bot. Ztg. 1879, p. 644) machte darauf aufmerksam, daß absoluter Alkohol und alkoholische Jodlösung die verkorkten Membranen von Sekretbehältern nur sehr langsam durchwandern. Speziell für unsere Frage wichtig ist weiter die ebenfalls von HOFMEISTER (l. c.) herrührende Bemerkung, daß der Kartoffelkork zu einer konzentrierten Lösung von Zucker oder Gummi kein Wasser treten läßt.

Demgegenüber giebt es aber auch einige Beobachtungen, welche ein leichtes Stattfinden osmotischer Saugung durch die Cuticula geradezu zu beweisen scheinen. Nach WILSON (l. c. p. 3) ist selbst eine so starke Cuticula, wie sie die Blätter von *Ilex aquifolium* und *Buxus sempervirens* besitzen, durchlässig, wie sich darthun läßt, indem man auf die spaltöffnungsfreie Oberseite etwas Kochsalz, Zucker oder Gummi arabicum bringt und diese Stoffe mit etwas Wasser anfeuchtet. „Bei Aufenthalt in einem dampfreichen Raume zeigt nach einigen Stunden, sicher im Verlauf eines Tages, die Lösung der genannten Stoffe und die allmähliche Vermehrung der Flüssigkeit den diosmotischen Durchtritt von Wasser an. Ein solcher ist auch auf gleiche Weise für die mehrschichtige Korklage der Kartoffel festzustellen“ (PFEFFER l. c. p. 49). In diesen Versuchen liegen fast genau die Verhältnisse vor, wie sie in der Natur bei der Bildung des Honigtaues gegeben sind. Auch der dampfreiche Raum dürfte in der Natur in der Morgenfrühe oder bei nassem Wetter vorhanden sein. Leider ist ein Faktor außer Acht gelassen, nämlich die Hygroskopicität, welche in dampfreicher Umgebung auch sonst trocken bleibende Stoffe an den Tag legen. Bringt man Traubenzucker oder Tröpfchen eingedickten Honigtaus auf Blätter von Linden, Haselstrauch, Weiden oder anderen Honigtaupflanzen in eine feuchte Kammer, so tritt rasch Verflüssigung ein; aus den Krümeln und Tröpfchen werden große Tropfen, aber dieselbe Erscheinung beobachtet man auf einer zur Kontrolle neben die Blätter gelegten Glasplatte. Kochsalz, Rohrzuckerkrümel und selbst Fragmente von Krystallzucker liefern das nämliche Resultat. Zwischen dem Verhalten der genannten Stoffe auf Glasplatten und auf Blättern ist absolut kein Unterschied zu finden. Immerhin könnte wenigstens ein Teil des Verflüssigungswassers aus den Blättern stammen. Indes ließ auch diese Möglichkeit sich abweisen. Ich

kittete auf zum Teil am Zweig befindliche Blätter von Haseln und Linden etwa 2 cm hohe, oben geschlossene Glasröhrchen, nachdem Rohrzuckerstückchen unter gehöriger Benetzung auf die betreffenden Blattstellen gebracht worden waren. So war einerseits der Zutritt von Wasserdampf ausgeschlossen, andererseits doch die Verdunstung etwa aus den Blättern austretenden Wassers verhindert. Bei dieser Versuchsanordnung blieb die Verflüssigung des Zuckers aus. Entsprechende Resultate hat übrigens früher Eder (Sitzber. d. Wiener Akad., Math.-nat. Klasse, LXXII. Bd., 1. Abt., 1875, p. 241) erhalten. Er kittete die abgezogene Oberhaut verschiedener Pflanzenteile auf cylindrische Röhren, in welche konzentrierte Zuckerlösung oder feingestoßener, trockener Zucker eingefüllt wurde, und stellte sie dann 2 cm tief in destilliertes Wasser. War die Cuticula der Versuchsobjekte für Wasser durchlässig, so mußte in die Röhren hinein solches gesaugt werden. Das Ergebnis der Versuche war, daß die Epidermis von Begonia sanguinea bei trockenem Zucker im Inneren der Röhren 3 Tage, die von B. manicata 2 Tage, eine Korklamelle von Melaleuca spec. mit konzentrierter Zuckerlösung 21 Tage, d. h. bis zum Ende des Versuchs, impermeabel blieb. Bei entsprechenden Versuchen mit salpetersaurem Kalk wurde die dünnste Korklamelle von Melaleuca nach 12 Tagen permeabel, während eine solche von 10—12 Zellschichten und eine Birkenkorklamelle bis zum Ende des Versuches ganz trocken blieben. Exosmose des Salzes fand überhaupt nicht statt. Auch diese Daten machen die geringe Durchlässigkeit der Cuticula deutlich; ja man darf annehmen, daß die schließlich eingetretene Osmose durch chemische Veränderungen derselben bedingt worden sei. Der einzige Vorwurf, welchen man den Eder'schen Versuchen machen könnte und der auch gemacht worden ist, wäre der, daß seine Membranen nicht genügend benetzt gewesen seien. Bei der auch mikroskopisch kontrollierten leichten Benetzbarkeit derselben ist dies aber wenigstens für die Versuche mit Zuckerlösung und salpetersaurem Kalk nicht anzunehmen.

Versuche mit auf Blätter gelegten Rohrzuckerpartikeln hatten im Freien auch an einem kühlen Regentage bei Landpflanzen keinen Erfolg. Ich experimentierte mit Ampelopsis hederacea, Aristolochia Sipho, Begonia spec., Dahlia variabilis, Impatiens balsamina, Lilium lancifolium, Linaria cymbalaria, Opuntia spec., Platanus orientalis und Tropaeolum majus. Blätter der genannten Pflanzen wurden nachmittags mit Rohrzuckerstückchen beschickt und locker über-

einander geschichtet liegen gelassen. Nach einigen Stunden zeigte sich noch keine Verflüssigung des Zuckers. Am nächsten Morgen war eine solche eingetreten, das ist aber wieder auf Rechnung der Hygroskopicität zu setzen, wie ein auf Papier gelegtes Kontrollzuckerstück zeigte. Bei einigen der Versuchsblätter, Opuntia und Begonia, wurde die Epidermis entfernt und der Zucker auf die gut abgetrocknete Wunde gebracht. Hier trat die Saugung wirklich ein und bewirkte ein sehr rasches Zerfließen des Zuckers. Dasselbe geschah bei Wasserpflanzen. Brachte ich auf gut abgetrocknete, kurze Zeit an der Luft gelegene Blätter von Hydrocharis morsus ranae und Myriophyllum Rohrzucker, so verflüssigte sich derselbe sofort. Bei Hydrocharis trat die Erscheinung gleich schnell auf der Blattunter- und -oberseite ein. Daß das Wasser den Zellen selbst entzogen wurde, zeigte die rasch zustande kommende Plasmolyse und weiterhin Faltung der Zellwände, welche zur Bildung tiefer Runzeln führte. Dieselbe rasche Verflüssigung aufgelegten Rohrzuckers fand statt bei den untergetauchten Teilen der Luftblätter und den Wasserblättern von Sagittaria sagittifolia und den Wasserblättern und der Unterseite der Schwimmblätter von Nuphar luteum. Auf der Oberseite der letzteren erschien die Verflüssigung erst nach Entfernung der Epidermis. Schwimmblätter und untergetauchte Stengel von Polygonum amphibium verhielten sich wie Teile von Landpflanzen.

Aus dem Gesagten ergiebt sich, daß eine irgend bemerkliche osmotische Saugung von Wasser durch die Cuticula der Blätter von Landpflanzen — nur solche kommen ja für den Honigtau in Betracht — seitens des Blattlausexkrets nicht stattfindet. Auch auf diesem Wege also kann eine direkte Beteiligung der Pflanze am Zustandekommen des Honigtaus nicht erwiesen werden.

In engem Zusammenhang mit der behandelten Frage steht die andere, ob nicht durch ein diosmotisches Eindringen des Honigtaus in die Zellen eine Schädigung derselben herbeigeführt werden könne. In diesem Falle würde man immer noch von einer bestimmten, von den Blattläusen nur indirekt abhängigen Honigtaukrankheit der Pflanzen reden können. Bringt man Kochsalz, Bleizucker, Kalisalpeter, Kaliumbichromat in angefeuchtetem Zustande auf Blätter, so kann ein Eindringen dieser Salze durch die unversehrte Cuticula stattfinden, und es tritt dann ein Absterben der zunächst beteiligten Zellen ein. Um die Wirkung der Salze gut beobachten zu können, wurden Blätter mit rotem Zellsaft benutzt,

bei welchen trotz der geringen Durchsichtigkeit sich das Eintreten von Plasmolyse sicherer konstatieren ließ als bei grünen Blättern. Die Versuche wurden in der feuchten Kammer angestellt. Kochsalzstückchen zerflossen zuerst hygroskopisch zu großen Tropfen, unter welchen nach 16 Stunden noch keine, nach 40 Stunden starke Plasmolyse eingetreten war. Salpeter, Bleizucker und Kaliumbichromat wirkten schneller ein. Mit Kaliumbichromat stellte ich auch bei Wasserpflanzen Versuche an. Das aufgelegte Salz drang sehr rasch ein, ohne eine merkliche Saugung zu veranlassen. Unter Glycerin und Rohrzucker fand sich erst nach 72 Stunden Plasmolyse vor. Unter eingedicktem Blattlaushonig von Acer pseudoplatanus trat bei roten Blättern von Corylus tubulosa, bei Acer pseudoplatanus selbst und verschiedenen anderen Pflanzen keine sichtbare Alteration der Zellinhalte ein, obgleich die Versuche fortgesetzt wurden, bis die Honigtropfen ganz von Hefezellen und Hyphen erfüllt waren.

Wir dürfen sonach behaupten, daß der Honigtau eine direkte Schädigung der Zellen infolge osmotischer Vorgänge nicht ausübt. Wie weit er indirekt schädigend wirkt, davon soll später die Rede sein.

Anhang. Wilson's Versuche über die Nektarbildung in den Nektarien.

Anhangsweise sei an dieser Stelle eine Versuchsreihe mitgeteilt, welche mit dem Honigtau nur in sehr losem Zusammenhange steht. Sie betrifft die von Wilson behaupteten Vorgänge in den Nektarien. Die oben angeführte Meinung dieses Autors über die Rolle, welche osmotische Vorgänge bei der Bildung und Erneuerung des süßen Exkrets spielen, stützt sich auf eine nicht große Anzahl von Versuchen, welche durch das hier dargelegte Eingreifen der hygroskopischen Eigenschaften des Rohrzuckers in ein neues Licht gerückt werden.

Ist Wilson's Meinung richtig, so muß die Ausscheidung von Flüssigkeit im Nektarium aufhören, wenn die osmotisch wirksamen Substanzen von seiner Oberfläche entfernt sind. Wilson wusch deshalb die Nektarien mit Wasser ab und beobachtete dann, seiner Angabe nach, wirklich einen Stillstand der Sekretion. Die floralen Nektarien von Fritillaria imperialis erforderten 3 bis 4, die von Eranthis hiemalis und Helleborus purpurascens 2, die von Acer pseudoplatanus „je nach ihrem Alter“

1 bis 4 Waschungen, die extrafloralen von Acacia lophantha mußten 1 bis 5 mal, die von Prunus laurocerasus sogar bis 6 mal gewaschen werden, ehe ihre Ausscheidung versiegte.

Überall ließ sich die Sekretion von neuem dadurch hervorrufen, daß man ein Stückchen Zucker auf das trocken gewordene Nektarium legte und das Versuchsobjekt unter eine Glasglocke stellte. In kurzer Zeit bildete sich dann auf dem Nektarium ein Flüssigkeitstropfen. Für Prunus laurocerasus wird angegeben, daß diese künstlich erzeugte Sekretion bereits nach einmaligem Waschen wieder aufhörte. Schon 1884 hat GARDINER (Proceedings of the Cambridge philos. soc., V, p. 35) Einwände gegen die WILSON'schen Versuche erhoben. Er meint, die osmotische Thätigkeit der starken Rohrzuckerlösungen ließe sich nicht mit der des Nektars, der z. B. bei Fritillaria nur 1% Zucker enthält, vergleichen und außerdem störe das Waschwasser wohl durch Ausziehen von Zucker aus den Nektariumzellen deren inneres Gleichgewicht. Versuche wurden von ihm nicht mitgeteilt. Meine eigenen an Prunus laurocerasus gesammelten Erfahrungen lehren, daß der scheinbare Wiederbeginn der Sekretion unter dem Einfluß des Zuckers nichts anderes ist als das hygroskopische Zerfließen desselben in der feuchten Luft der Glasglocke. Ward der durch den Zucker entstandene Tropfen abgewischt, so blieben die Nektarien zunächst ebenso trocken, wie sie vorher waren. Wo später dann wieder Exkretion eintrat, war dieselbe von dem aufgelegten Zucker ganz gewiß unabhängig.

Meine Beobachtungen sind an kurzen, in Wasser unter eine Glasglocke gestellten Zweigen gemacht. Die Glasglocke war teilweise mit feuchtem Fließpapier bekleidet.

Zu Beginn des Versuches trockene Nektarien begannen unter der Glocke nach Ablauf verschiedener Zeiträume zu secernieren. Bei allen 42 Nektarien war die Sekretion nach 12 Stunden noch nicht eingetreten; von denen, bei welchen der Eintritt der spontanen Sekretion abgewartet wurde, hatte dieselbe bei 17 zwischen 24 bis 30 Stunden, bei 14 nach 36 Stunden, bei 1 nach 4, bei 3 nach 5 Tagen begonnen. Dieser langsame und unregelmäßige Anfang der Absonderung mahnt schon zur Vorsicht bei der Beurteilung der Versuche mit Rohrzucker. Zehn trockne Nektarien wurden nach ca. 12-stündigem Verweilen unter der feuchten Glocke mit Rohrzuckerstücken belegt, welche am nächsten Morgen sämtlich hygroskopisch zerflossen waren. Nach dem Abwischen und Abwaschen der entstandenen Tropfen ging die Sekretion weiter

und hatte, als der Versuch nach 8 Tagen unterbrochen wurde, noch nicht aufgehört. Die WILSON's Theorie entsprechende Annahme, daß hier durch den Zucker die dauernde Absonderung wieder angeregt worden sei, würde irrig sein, denn die Nektarien hätten auch ohne den Rohrzucker in der angegebenen Zeit wieder zu secernieren angefangen. Seine Bedeutungslosigkeit wurde auch dadurch erwiesen, daß trotz zehnmal in Zeiträumen von 6,12 und einmal 36 Stunden wiederholten Abwaschens mit reichlichen, z. T. lauwarmen Wassermengen und nachfolgendem Abwischen mit Fließpapier, wobei sicherlich schon das erste mal jede Spur des Zuckers verschwand, die Sekretion stets in unverminderter Stärke wiederkehrte. 14 Nektarien eines anderen Zweiges fuhren trotz 17-maliger gründlicher Abwaschung — darunter 7 mal in Zwischenräumen von 1—2 Stunden — fort zu secernieren, ohne daß das Sekret an Süßigkeit abzunehmen schien. Von 15 weiteren Fällen, in welchen trockene Nektarien mit Rohrzucker beschickt wurden, stellte sich in 9 nach dem Abwischen des zerflossenen Zuckers keine Sekretion wieder ein, bei 3 trat sie einen Tag später, bei 2 erst nach mehreren Tagen und nur bei einem sofort wieder auf; man darf ruhig annehmen, daß auch hier ohne die Dazwischenkunft des Rohrzuckers die Sekretionserscheinungen ganz in derselben Weise sich abgespielt haben würden. Die WILSON'schen Versuche besitzen demnach keine Beweiskraft. Bei Prunus laurocerasus speziell ist die Nektarabsonderung ausschließlich von Vorgängen im Zellinneren abhängig.

Kapitel IV.

Die Nahrungsaufnahme der Pflanzenläuse.

1. Einleitung.

Die Art und Weise, wie die Aphiden ihre Nahrung aus den Pflanzen beziehen, ist in den bisherigen Arbeiten über jene Tiergruppe immer nur kurz berührt worden. Ich hatte daher Veranlassung, gelegentlich der im Vorstehenden mitgeteilten Untersuchung auch dieser Frage näher zu treten.

Nach KALTENBACH, BUCKTON u. a. besteht der Mund der Aphiden aus einem von der Ober- und Unterlippe gebildeten Rüssel, Rostrum, Proboscis, Haustellum, in welchem sich eine Anzahl langer Borsten, die Mandibeln und ersten Maxillen, befinden. Der Rüssel liegt im Ruhestande der Brust an und reicht so gewöhnlich bis zur Einlenkung der Mittelbeine, kann aber auch an Länge den ganzen Körper übertreffen. Seinen Hauptteil bildet die Unterlippe (vgl. Fig. 9). Sie stellt eine aus 3 hintereinander liegenden Gliedern zusammengesetzte Scheide vor, welche oben mit einer tiefen, feinen Rinne versehen ist, die das Tier nach Belieben aufklaffen oder zusammenziehen kann. Von den drei Scheidengliedern ist das hinterste das längste, die übrigen sind viel kürzer. Die Oberlippe besteht aus einem an der Rüsselbasis gelegenen Wulst, der sich nach der Schnabelspitze zu in einen die offene Rinne des ersten Scheidengliedes zum Teil deckenden spitzen Fortsatz verlängert. Die Borsten sind bedeutend länger als der Rüssel und können aus ihm weit hervorgestreckt werden.

2. Wirkungsweise der Mundborsten der Pflanzenläuse.

Was nun das Saugen selbst angeht, so wurde früher die Scheide als eigentliches Saugorgan betrachtet, woher ihr auch der Name Haustellum zu teil geworden ist. Die Borsten sollten nur als Stechorgane funktionieren, mit welchen das Tier die oberflächlichen Zellen der Nährpflanzen öffnen würde, um den ausfließenden Saft zu trinken. Nach KALTENBACH (l. c. p. XIII) ist ihre Thätigkeit sogar noch verwickelter. „Von den Borsten", sagt er p. XIII seiner citierten Monographie, „kann das Tier die eine um die andere nach Belieben vorschieben und etwas zurückziehen, so daß bald eine, bald zwei, bald sämtliche Borsten die Wunde treffen und vergrößern. Durch diese Bewegungen beschleunigen sie das Ausfließen des Saftes, der gleichzeitig dadurch in den Mund hinaufgepumpt wird." Auch BUCKTON (Monograph of the British Aphides I, p. 17) läßt, wohl auf KALTENBACH gestützt, die Säfte durch eine Art „alternierender oder Pumpbewegung" in den Mund der Tiere gelangen, „analog der, welche man bei dem Rüssel der Honigbiene wahrnimmt". Sowohl KALTENBACH's als BUCKTON's Äußerungen geben indes keine klare

Vorstellung von der Sachlage. Es ist nicht recht begreiflich, auf welche Weise die glatten, an den Vorderenden zugespitzten Borsten als Pumpenstempel wirken sollen, und der Vergleich mit dem Bienenrüssel trägt nicht zur Aufhellung der Frage bei. Wir lassen die beiden Angaben daher beiseite und schließen uns den neueren Autoren an, welche den Saugprozeß bei den Blattläusen als analog dem der übrigen Schnabelkerfe ansehen.

Versucht man einen sehr feinen Glasfaden, welchen man unschwer in der ungefähren Stärke des Blattlaus-Borstenbündels herstellen kann, in einen Pflanzenteil einzustechen, so wird dies nicht gelingen, weil der Faden sich biegt und man deswegen nicht imstande ist, seine Spitze gerade in die Cuticula hineinzudrücken. Derartige Biegungen der Borsten vor dem Einstich unmöglich zu machen, ist die Funktion der Scheide des Blattlausmundes. Sie wird beim Saugen auf die anzustechende Stelle aufgedrückt und verhindert das Ausweichen der von ihr fest umschlossenen Stechorgane. Mit dieser Leistung steht auch ihre Länge im Zusammenhang. Sie ist kürzer bei den Blattläusen, welche an Pflanzen saugen, deren Epidermis frei zu Tage liegt oder nur von kurzen Haaren bedeckt wird, verhältnismäßig lang, selbst bedeutend länger als das ganze Tier bei Rindenläusen, wo sie sich durch dünnere oder dickere Peridermschichten durchdrängen muß, um ihr Ende an die Stichstelle ansetzen zu können.

Die Borsten dringen, zu einem Bündel vereinigt, in die Nährpflanze ein. Ihrer Feinheit wegen ist es sehr schwer, über ihr Verhalten zu voller Sicherheit zu gelangen. Mit Hilfe guter Zeiss'scher Systeme gelang es mir aber, wenigstens eine klare Vorstellung davon zu gewinnen. Bei einem Lachnus auf der Rinde junger Zweige von Picea alba Lk. hatte das Bündel den in Fig. 1 dargestellten Querschnitt. Die beiden äußeren mondförmigen Körper sind die Durchschnitte der beiden Oberkiefer. Dieselben sind hohle Chitingräten, welche mit breiter flaschenförmiger Basis im Kopfe des Tieres befestigt sind und von da aus überall gleich dünn bis zu dem zugespitzten Ende verlaufen. Sie stellen, wie man sieht, nicht Rinnen, sondern wirkliche Röhren dar, welche ich vorne für geschlossen halte, obwohl eine absolute Sicherheit darüber kaum zu erlangen sein dürfte. Die Spitze trägt an den Seiten kleine Rauhigkeiten, welche an die stärkeren Haken und Zähne anderer Schnabelkerfmandibeln erinnern.

An Stelle der Unterkiefer zeigt der Querschnitt nur einen einzigen Körper mit 2 hellen Flecken, den Durchschnitten einer

größeren und einer kleineren Höhlung im Inneren. Daneben erscheinen in Fig. 2, dem Querschnitte des Borstenbündels von Aphis Avenae Fb., noch nicht mehr recht erkennbare Zeichnungen, deren Deutung dahingestellt bleiben muß. Diese Bilder entsprechen dem Anblick, welchem man begegnet, wenn man unterhalb einer festsitzenden Blattlaus einen raschen Horizontalschnitt führt. Man schneidet dann die Blattlaus von dem in der Pflanze stecken bleibenden Borstenbündel ab. Ragt das letztere etwas aus der Pflanze hervor, so klafft es in drei Teilen, eben denen, welche man im Querschnitt unterscheidet, auseinander. Die beiden Oberkiefer rollen sich dabei fast ganz nach außen um, während das dritte Stück ziemlich gerade bleibt. Dieselbe Dreiteilung findet man bei freien Läusen, welche die Borsten etwas aus der Scheide hervorgestreckt haben. Solche Ansichten veranlaßten die älteren Beobachter, auch Buckton, den Blattläusen nur drei Borsten zuzuschreiben. Thatsächlich aber besteht das Mittelstück der Figg. 1 und 2, wie bei anderen Hemipteren, aus zwei ineinander gefalzten Teilen, deren jeder einer selbständigen Unterkieferborste entspricht. Eine jede der letzteren besitzt auf der Innenseite zwei Rinnen, welche in dem Bündel zu den im Querschnitt sichtbaren Kanälen zusammenschließen. Mit einiger Geduld läßt sich die Trennung der beiden Unterkiefer ausführen. Drücken und Reiben mit dem Deckglase führt nicht leicht zum Ziele; sucht man aber in dem Blattlauskopfe die flaschenförmigen Anfänge der Borsten auf, so findet man diese getrennt und kann von ihnen aus, indem man den ganzen Kopf in zwei Teile zerreißt, unter der Präparierlupe die Borsten bis zur Spitze auseinanderziehen. Die Frage, wie der beschriebene Apparat arbeitet, ist nicht leicht zu beantworten. Gewöhnlich wird angegeben, daß die Oberkieferborsten die eigentlichen Stechorgane seien, während die Unterkieferrinne wesentlich nur zum Saugen vorhanden wäre. Letzteres ist zweifellos der Fall. Wie für andere Hemipteren nachgewiesen ist, steigt der Nahrungssaft in dem weiteren der beiden Kanäle in die Höhe, teils kapillar, teils durch Saugung vom Schlunde her. Von der vermutlichen Funktion des zweiten Kanals wird später die Rede sein.

Von der Wegsamkeit der Kanäle kann man sich leicht überzeugen. Läßt man in Alkohol aufbewahrt gewesene Borsten bei gelindem Erwärmen trocknen, so füllen die Kanäle sich mit Luft, die dann bei Wasserzusatz in deutlich sichtbarer Weise von diesem verdrängt wird.

Nicht so sicher festgestellt ist die Art der Ausführung des Stiches

selbst. Daß die Oberkieferborsten die Zelle, welche die Nahrung liefern soll, anstechen, ist nicht wahrscheinlich. Ihre Enden sind etwas gegen die Unterkieferborsten hin gekrümmt und verhältnismäßig stumpf, was sie zum Eröffnen eines feinen Saugloches, das eben nur die Weite des Saugrohres haben darf, nicht sehr geeignet erscheinen läßt. Eine genaue Analyse der Spitzen der Unterkieferborsten muß ich den Zoologen überlassen. Was ich an scharfen Linien mit starken Zeiss'schen Systemen zu Gesicht bekam, zeigen die Figuren 3a, b und c. 3c stellt einen mittleren Teil einer der Saugborsten, von der Fläche gesehen, dar, a und b sind verschiedene Ansichten der Borstenspitzen. Die Linien links in 3c halte ich für den Ausdruck von Erhabenheiten, welche in Rinnen der anderen Saugborste passen; die Linien rechts begrenzen den engeren der beiden Kanäle, deren weiterer die Mitte der Figur einnimmt. a und b zeigen, daß die Borstenmembran sich über die vermutliche Mündung des kleineren Kanals hinaus äußerst fein zuspitzt.

Die Dienste der Oberkieferborsten werden uns klar, wenn wir überlegen, welche Menge von Hindernissen die Blattlaus zu überwinden hat, ehe sie zu der Nahrung spendenden Zelle gelangt. Zuerst sind die Außenwände der Epidermiszellen zu durchbohren, welche oft noch mit einem Wachsüberzug bedeckt sind, der den Saugkanal zu verstopfen droht. Da die Thiere gewöhnlich nicht aus den oberflächlichen Zellen trinken, sondern oft sehr tief einstechen, kommt hierzu noch eine ganze Reihe anderer Zellwände, Intercellularsubstanz und eventuell festere Bestandteile der Zellinhalte. Alle diese Widerstände werden von den Oberkieferborsten durch Zerstören und Auseinanderdrängen beseitigt. Ist so das Saugrohr glücklich an Ort und Stelle gelangt, so wird es allein in die Nährzelle eingestochen, worauf seine beiden Teile an der Spitze etwas auseinanderklaffen, um dem Nahrungsstrome einen bequemeren Eintritt zu gewähren. Die Oberkieferborsten sind im Innern der angesaugten Zelle nicht zu entdecken. Sie liegen außerhalb derselben, vielleicht mit ihren Rauhigkeiten, wo solche vorhanden sind, gleichsam verankert, und verhindern so, daß während des Saugprozesses der ganze Apparat sich von der Stelle bewegt. J. H. Lust, der starke Zähne an den Stechborsten der zu den Schildläusen gehörigen Orthezia cataphracta Shaw. beschreibt, ist der Ansicht, dieselben wirkten beim Einbohren der Borsten wie eine Säge. Davon kann aber wohl kaum die Rede sein, denn um ein Loch zu stoßen, ist ohne Zweifel ein glattes

Instrument am Platze, während Sägezähne nur hemmend wirken würden. Besonders klar zeigt die beschriebene Art des Einstichs die Fig. 4. Sie stellt das Borstenbündel der auf den Blütenstielen von Tanacetum vulgare lebenden Aphis Tanaceti L. im Saugen aus einer Weichbastzelle begriffen dar. Die zarten Enden der Unterkieferborsten sind den stumpferen Oberkiefern vorausgeeilt und klaffen im Innern der Nährzelle. Auch in Fig. 5, welche dem Weichbast von Sinapis alba entnommen ist, finden wir das Ende des Bündels dünner, als dasselbe mit den Oberkieferborsten sein würde. Leider ist nicht zu sehen, wo diese sich dem Saugrohre anlegen. Eine derselben wenigstens erkennt man in der auf eine schwarze Blattlaus von den Blättern von Cucurbita Pepo bezüglichen Fig. 6, an welcher außerdem sehr schön das Klaffen des Saugrohres wahrzunehmen ist.

3. Verlauf der Stiche im Inneren der Pflanze.

Wir wollen nun untersuchen wie der ganze Verlauf des Stiches einer Blattlaus in verschiedenen Fällen sich gestaltet.

Aphis Cardui L. ist eine ziemlich große Blattlaus, welche sich durch einen besonders breiten, stark glänzenden Rücken auszeichnet. Sie sitzt in dichten Kolonien den Sommer über an Stengelspitzen und Asten der Malve, des Kreuzkrauts und verschiedener Disteln. Ich habe sie im August an Carduus crispus beobachtet, wo sie in zahlreichen Gruppen die ausgewachsenen Stengelteile bewohnte. Diese bieten im Querschnitt folgendes Bild. Unter den mit ziemlich starken Außenwänden versehenen Epidermiszellen findet sich eine Zellschicht, welche ihr, was die Größe ihrer Glieder angeht, sehr ähnlich sieht. Daran schließt sich das ziemlich großzellige und dünnwandige Rindenparenchym, welches unter der Epidermis stellenweise durch Collenchymgruppen unterbrochen ist. Weiter nach innen trifft man den Ring der Gefäßbündel, welche ziemlich breite Markstrahlen zwischen sich lassen, deren Zellen, wie die des Markes selbst getüpfelt und verholzt sind. Die einzelnen Gefäßbündel besitzen auf ihrer Außenseite einen starken Beleg sehr dickwandiger Bastfasern, um welche sich außen noch eine Scheide langgestreckter, dünnwandiger Schläuche hinzieht, welche mit einem Sekrete erfüllt sind. Im Gefäßbündel selbst unterscheiden wir den Gefäß- und Siebteil, ohne uns auf deren nähere Zusammensetzung einzulassen.

Um den Stich einer Blattlaus zu fixieren, ist es nötig, das

im Saugen begriffene Tier möglichst rasch zu töten, weil es sonst mit großer Geschwindigkeit die Borsten aus der Pflanze herauszieht. Stoll hatte dazu Äther angewandt, ich benutzte nahezu kochenden Alkohol, in welchen die mit Läusen besetzten Pflanzenteile untergetaucht wurden. Kalter Alkohol tötet die Tiere viel zu langsam; andererseits darf er auch nicht kochen, weil bereits die aufsteigenden Gasblasen leicht eine Anzahl derselben loslösen.

Die Abbildung Fig. 7 zeigt einen ziemlich dicken Stengelquerschnitt von Carduus crispus, welcher, um ihn durchsichtig zu machen, mit Eau de Javelle behandelt worden ist. Das Borstenbündel steckt im Inneren der Pflanze mit den herausragenden drei Teilen, von welchen oben die Rede war. Man sieht, daß das Tier in die Zwischenwand zwischen zwei Epidermiszellen eingestochen hat. Auch weiterhin verlaufen die Borsten zwischen den Zellen, diese auseinanderdrängend und unter Hin- und Herbiegen den Richtungen ihrer schwach gebogenen Wände folgend. So gelangt das Bündel bis zu den Sekretschläuchen, deren Wände zu dünn sind, um eine Spaltung zuzulassen. Es dringt daher in sie ein, um aber bald ein neues Hindernis in den Bastfasern zu finden, deren außerordentlich dicke Membranen das Tier nicht zu durchbohren vermag. Dieselben werden daher umgangen, indem die Borsten senkrecht zu ihrer bisherigen Richtung einen Sekretschlauch nach dem anderen durchstechen, bis sie in den Markstrahl zwischen zwei Bündeln gelangen. Hier tritt eine sehr eigentümliche Erscheinung ein. Die Spitze des Borstenbündels biegt plötzlich nach rückwärts um und gelangt so in den Weichbast. Dort macht sie Halt. Offenbar ist nun die Stelle erreicht, wo das Saugen beginnen kann.

Andere Schnitte zeigen den intercellularen Verlauf des Stiches im Rindenparenchym weniger streng festgehalten. Gewöhnlich aber hat er die Richtung nach dem Weichbast.

Betrachten wir ein anderes Beispiel.

Auf der Unterseite der Blätter von Viburnum Opulus L. lebt eine olivengrüne Blattlaus, Aphis Viburni, welche sich dadurch schon von weitem bemerklich macht, daß unter ihrem Einflusse die Blätter der Pflanze sich nach unten hin etwas zusammenkrümmen. Ihre Kolonien sitzen meist an den Blattnerven entlang und zeigen schon dadurch, daß auch sie ihre Nahrung dem Gefäßbündel entnehmen. Auf einem Querschnitte durch einen Nerven findet man die Epidermiszellen stark cuticularisiert und hoch konvex und selbst höckerförmig nach außen gewölbt. Die

Wände der Parenchymzellen sind dicker als bei Carduus crispus, lassen zwischen sich aber eine schwach lichtbrechende und also wohl wenig dichte Intercellularsubstanz. Auch hier geschieht der Einstich zwischen zwei Zellen, und es gehen die Stiche großenteils intercellular, oft mannigfach sich hin und her wendend in den Weichbast hinein (Fig. 8).

Einen ähnlichen Weg zeigen die Borstenbündel von Aphis Tanaceti L., Aphis Avenae Fb., Aphis Sambuci L., Aphis Papaveris Fb., Aphis Evonymi Fb., von Aphiden auf Gymnadenia conopea, verschiedenen Aroideen, Malva taurinensis, Abutilon spec. und anderen. Überall gehen die Stiche tief in das Gewebe der Stengel und Blätter hinein, oft auf langen Strecken intercellular verlaufend, und gewöhnlich konnten sie bis in den Weichbast verfolgt werden.

Besonders interessante Fälle von intercellularem Stichverlauf bot eine Kolonie der schwarzen Aphis Papaveris Fb., welche am oberen Teile eines blühenden Stengels von Papaver collinum ihren Sitz aufgeschlagen hatte. Unter dem stellenweise collenchymatisch entwickelten Rindenparenchym finden sich hier einige Zellschichten mit derben, verholzten Membranen, welche ganz allmählich in die größeren dünnwandigen Markzellen übergehen. Die Gefäßbündel liegen einzeln in der Grenzzone zwischen den verholzten Zellen und dem Mark, nach außen von je einer mäßig dickwandigen Hartbastgruppe begleitet. Das Ziel der Stiche ist wieder der Weichbast der Gefäßbündel (Fig. 9). Daß, um ihn zu erreichen, das Rindenparenchym von den Borsten größtenteils intercellular durchsetzt wird, überrascht nicht, denn es verhält sich bezüglich der Wandstärke ungefähr wie das von Carduus crispus; bemerkenswert aber ist, daß sie auch den Ring sklerotischer Zellen und den Hartbast intercellular passieren (Fig. 12). Namentlich auf Längsschnitten ist gut zu erkennen, wie die Stiche in der Mittellamelle verlaufen und die Verdickungsschichten dabei auseinandergedrängt werden (Figg. 10 und 11). Letztere verlieren auf diese Weise viel von ihrer Bedeutung für das stechende Tier. Selbst wenn sie stärker wären, würden sie ihm kein wesentliches Hindernis entgegensetzen, da sie nicht durchbohrt, sondern nur zur Seite geschoben zu werden brauchen.

Auch unter den untersuchten Schildlausstichen schließen einige sich dem eben geschilderten Typus an. Eine kleine, hellgelbe Coccide auf Pteris allosora und eine größere auf den Blättern einer Raphidophora stachen ebenfalls oft in sehr auffallender

Weise nach den Gefäßbündeln hin, indem sie das zwischen ihnen und der Epidermis liegende Gewebe teils inter-, teils, und zwar vorwiegend, intracellular durchbohrten und auch Coccus Cacti, die Cochenille-Schildlaus, ist hierher zu rechnen. Anders verhielten sich kleine Cocciden der Blätter von Cattleya crispa und jüngerer Sprosse von Opuntia chimochyla. Die lederigen Blätter der erstgenannten Pflanze fand ich im Warmhause des Jenaer botanischen Gartens von zwei vielleicht nur verschiedene Altersstufen derselben Tierart darstellenden Schildläusen, auf der Blattober- und -unterseite ziemlich stark befallen. Das Borstenbündel der Tiere durchsticht die Epidermis an beliebigen Punkten und geht dann durch die Zelllumina bald mehr, bald weniger tief in das Blatt hinein; einmal konnte ich es bis zur Epidermis der dem Einstich entgegengesetzten Blattseite verfolgen. Die von starken Sklerenchymscheiden umhüllten Gefäßbündel üben keinerlei Anziehung auf das Tier aus. Die Borsten können dicht an ihnen vorbeilaufen, ohne die geringste Biegung nach ihnen hin zu machen. Interessant ist ein Blick auf die erstaunlich starken Außenwände der Epidermiszellen, deren Durchbohrung den zarten Borsten indes durch ihre Struktur erleichtert wird. In ihrem äußeren Teile zeigen sie eine zu ihrer Fläche senkrechte Streifung, aus welcher wohl geschlossen werden darf, daß sie in dieser Richtung relativ leicht spaltbar sind. Die gewöhnliche, der Blattfläche parallele Schichtung ist auf einen ziemlich dünnen innersten Teil der Wand beschränkt.

Die Untersuchung der Stiche des der auf der Cattleya gefundenen Schildlaus ganz ähnlichen, vielleicht mit ihr identischen Tieres auf Opuntia chimochyla ergab einen analogen Befund. Unter der Epidermis liegt hier eine dünne Schicht dickwandiger Zellen mit großen Tüpfeln, der sich dann das chlorophyllhaltige, dünnwandige Parenchym, mit Schleimzellen untermischt, anschließt. Ihm sind 1—2 Millimeter tief unter der Oberfläche die ersten Gefäßbündel eingebettet. Die Länge der Borsten würde vollkommen ausreichen, um in ihren Siebteil zu gelangen, der auch von keinerlei mechanischen Hindernissen umgeben ist. Auffallenderweise stechen aber die Tiere nicht einfach vertikal in die Pflanze hinein, sondern nur jene starkwandigen Zellschichten unter der Epidermis werden vertikal durchsetzt, dann aber nimmt das Borstenbündel meist eine schiefe, nicht selten der Oberfläche nahezu parallele Richtung an. Unter mancherlei Windungen, die es in einem Kreise fast wieder zu der Einstichstelle zurückführen können, durchsticht

es die Zellen, sich der Epidermis bald nähernd, bald sich wieder weiter von ihr entfernend, wie man durch Kombination mehrerer aufeinander folgender Flächenschnitte erkennen kann.

Bei einer Birne, welche mit den bekannten kleinen, kommaförmigen Schildern bedeckt war, konnte ich ebensowenig wie bei den vorhergehenden Beispielen eine Beziehung zwischen Stich und Gefäßbündel auffinden. Dasselbe gilt von anderen Schildläusen, welche am Blattstiele von Chamaerops humilis angesiedelt waren und von den Cocciden, welche einige Citrusblätter aus Algier in großer Anzahl bedeckten. Der letztere Fall besonders erwies sich als ein gutes Beispiel für der Oberfläche annähernd parallelen Stichverlauf im grünen Parenchym eines nicht fleischigen Blattes.

Einen dritten Typus von Stichen endlich wiesen eine Rindenlaus (Lachnus pinicola KLTB.?) und einige Wurzelläuse auf.

Den weißbestäubten Lachnus fand ich an mehrjährigen Zweigen von Picea alba LK. in ziemlich großen Horden ansitzend. Das Ziel des Tieres ist die diesjährige Siebröhrenregion, welche unmerklich in das Cambium übergeht. Um dahin zu gelangen, hat es dicke Massen zusammengedrückter Peridermschichten, das stärkehaltige Rindenparenchym mit seinen Oxalatzellen und ebenfalls zusammengedrückte ältere Siebteile zu passieren. Den Hindernissen entsprechend sind die Borsten verhältnismäßig stark, was sie zu besonders geeigneten Objekten zum Studium der Struktur dieser Organe macht. An ihnen beobachtete ich die früher erwähnten seitlichen Zähne der Oberkieferspitzen. Die Stiche gehen in gerader Richtung in die Gewebe hinein, indem sie lebende und tote Zellen ohne weiteres durchbohren.

Die Stiche der untersuchten Wurzelläuse haben mit den eben beschriebenen den geraden intracellularen Verlauf zum Siebteile gemein. Ich beobachtete sie bei Lampsana communis und Sonchus oleraceus, deren Wurzeln von wenig zahlreichen Gruppen einer graugelben, bestäubten Pflanzenlaus (Trama radicis KLTB.?) bewohnt waren. Die Tiere saßen auf etwa älteren Wurzeln, die schon sekundäre Rinde gebildet hatten, und machten der Untersuchung durch ihre geringe Seßhaftigkeit große Schwierigkeiten. Auch bei der Reblaus, deren Stiche ich in einigen der Wurzelspitzenanschwellungen (MILLARDET's Nodositäten) zu beobachten Gelegenheit hatte, erwiesen sich dieselben intracellular und konnten, wenn auch nicht immer, in den Siebteil verfolgt werden.

Überblicken wir noch einmal kurz die beschriebenen Vorkommnisse, so finden wir im ersten Typus Stich in Cambium- oder Siebteile unter völliger oder teilweiser Umgehung der sonstigen Parenchymzellen; im zweiten: Stich in das Parenchym unter Durchbohrung der Zellen; im dritten endlich wieder Stich in Cambium- oder Siebteile, aber unter Durchbohrung der zu passierenden Zellen, ähnlich wie im zweiten Typus.

4. Sekretausscheidung während des Stechens.

In seinem Werke über die Rebsorten, welche widerstandsfähig gegen die Phylloxera sind (Hist. des principales var. et espèces de vignes d'origine américaine qui resistent au Phylloxera, Paris, Bordeaux, Milan, 1885, p. VIII), erwähnt MILLARDET beiläufig „quelques bourrelets de cellulose", welche allein den Durchtritt der Saugborsten durch die vollkommen lebendig gebliebenen Zellen bezeichnen, und schon früher hat ED. PRILLIEUX eine ähnliche Beobachtung an den Stichen der Blutlaus gemacht (Ann. de l'Inst. nat. agron. No. 2, 2e année, 1877—1878, p. 39—49. Etudes sur les altérations produites dans le bois du pommier par les piqûres du puceron lanigère. Nach Ref. im Bot. Centralblatt, 1880, p. 436, und JUST's Jahresbericht). Nach ihm dringt der „dreiteilige" Insektenstachel bis in die Cambialschicht ein, und der oft verzweigte Stechkanal ist mit einer organischen, durch Jod gelb werdenden, sich in Chlorzinkjod nicht bläuenden Scheide ausgekleidet, welche aus einer cellulose-artigen Substanz besteht.

In der That drängt sich bei der Untersuchung von Pflanzenlausstichen eine derartige Erscheinung der Beobachtung auf. Betrachtet man z. B. die Stichkanäle der oben erwähnten Wurzellause, so findet man dieselben von je einer Schicht glänzender Substanz umhüllt, welche nur da, wo sie in eine Zellwand eintreten, Unterbrechungen erleiden. In den Zellen der Wurzelrinde von Lampsana communis (Fig. 15) ist die Schicht dicker und nach den Zellen schärfer in Abschnitte geteilt als in demselben Gewebe bei Sonchus oleraceus (Fig. 16), wo sie nur ein ziemlich dünnwandiges Rohr darstellt. Auch in den Stichen des Lachnus pinicola KLTB. (?) macht sich die Substanz bemerklich, indem sie entweder ähnlich wie in den vorigen Fällen auftritt oder selbst fast die ganzen Lumina durchstochener Zellen ausfüllt (Fig. 17, 18). Im ersten Moment kommt man in der That unwillkürlich auf den Gedanken, daß man es hier mit Cellu-

lose-Abscheidungen zu thun habe, wie sie das Protoplasma als Umhüllung in die Zellen eingedrungener Pilzfäden bilden kann, aber eine weitere Ausdehnung der Beobachtungen lehrt, daß es sich um gänzlich hiervon verschiedene Dinge handelt. Die glänzende Substanz tritt auch auf in Intercellularräumen und wird sogar gerade hier besonders auffallend. Untersuchen wir zum Beispiel Stichstellen im Querschnitt der intercellularraumreichen Blätter von Tulipa viridiflora, so finden wir das Borstenbündel von seinem Austritt aus einer Zellwand in den angrenzenden Intercellularraum anfangend von einer dicken Scheide umgeben, welche es durch die ganze Weite der Intercellulare begleitet und außerdem noch zapfenförmige Fortsätze nach vom Stichkanale aus divergierenden Richtungen treiben kann (Fig. 19, 20, auch 21 aus dem Stengel von Sambucus nigra). Die Substanz der Scheide blieb in Stichen von Aphis Brassicae L. und Coccus Cacti L. in Wasser und Alkohol in der Kälte wie bei Siedehitze und auch in Äther unverändert. Bei Coccus Cacti wurde auch das Verhalten der Scheide gegen Chloroform und Terpentinöl untersucht und festgestellt, daß dabei keine merkliche Veränderung eintrat. Mit Jod in Jodkalium färbte sich die Scheide bei beiden Tieren braun wie verholzte Membranen bis auf eine bei der Aphis beobachtete zarte äußere Schicht, welche schwächer gefärbt wurde. Auf Zusatz konzentrierter Schwefelsäure zu den mit Jod behandelten Objekten hob sich jene dünne äußere Schicht mit blauer Farbe von der übrigen Masse ab, welche ohne Blaufärbung etwas aufquoll und schließlich schwarz wurde. An anderen Fällen zeigte sich, daß die Scheide sich mit Chlorzinkjod gelb färbt, in Eau de Javelle verschwindet und mit dem SCHULZE'schen Mazerationsgemisch zu einer vakuoligen Masse wird.

Aus Cellulose besteht nach diesen Reaktionen die Scheidensubstanz jedenfalls nicht. Sie ist aber auch keine Cuticularsubstanz-ähnliche Masse, woran man bei ihrer Gelbfärbung mit Chlorzinkjod anfangs wohl zu denken geneigt ist, da derartige Produkte in Intercellularräumen ja nicht selten gebildet werden, sondern wir haben in ihr eine eiweißartige Substanz zu erblicken. Sie färbt sich mit MILLON's Reagens so intensiv rot, daß man diese Färbung bei ihrer Aufsuchung verwerten kann, und giebt mit Kupfervitriollösung und Kalilauge die violette Biuret-Reaktion. Die folgenden Beobachtungen lehren, daß sie ein tierisches Produkt darstellt.

In weiten Intercellularräumen kann man die Masse manchmal

in großen Tröpfchen den Borsten ansitzen sehen, ohne daß diese irgendwie mit eventuellen Belegen der Zellwände in Verbindung stünden. Ferner ragt sie häufig noch in Gestalt eines kleinen Zapfens aus dem Stichloche über die Oberfläche der Pflanze hervor, und schließlich läßt sich experimentell darthun, daß der Lebensprozeß der letzteren nicht bei ihrer Bildung beteiligt ist. Schwarze Blattläuse von den Blättern von Tulipa viridiflora (Aphis Papaveris?) und braune von Ixia nubiensis ließen sich auf abgekochte Blätter von Gymnadenia conopea bezw. auf abgekochte jüngere Blattteile der Ixia, welche noch völlig von einem älteren Blatte eingeschlossen gewesen waren, übertragen, wo sie sich festsetzten und normal einstachen. Dabei bildeten sich dieselben Scheiden wie in lebenden Objekten. Dasselbe kann man beobachten, wenn man die Tiere in lebende Pflanzenteile einstechen läßt und gleich nach dem Stiche untersucht. Es gelang mir dieser Versuch mit den eben erwähnten Tieren auf Blättern von Arum ternatum und Blütenständen von Anthericum ramosum. Sie ließen sich bequem übertragen und saugten sich rasch fest. Wenige Minuten nach dem Angriff wurde die betreffende Stelle des Pflanzenteils ausgeschnitten und in Alkohol gelegt. Auch hier war der Verlauf der Stiche durch die beschriebene Masse kenntlich gemacht; in der kurzen Zeit aber hätte sie von der Pflanze nicht gebildet werden können. Sie muß mit dem Borstenbündel selbst in die Pflanze hineingebracht worden sein, und ihren Ursprungsort haben wir wohl in den Speicheldrüsen zu sehen, deren Vorhandensein bei Pflanzenläusen von Mark (Beiträge zur Anat. u. Histol. der Pflanzenläuse, Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 13, Bonn 1877) und anderen nachgewiesen worden ist. Nur das dünne Außenhäutchen, welches die Cellulosereaktion giebt, ist von der Pflanze gebildet und lehrt, daß die durchstochenen Zellen noch zu Lebensäußerungen fähig sein können.

Fragen wir nach dem Wege, auf welchem die glänzende Substanz in die Wunden gelangt, so bieten sich uns zwei Möglichkeiten dar: entweder wird sie durch einen der von den Maxillarborsten gebildeten Kanäle an der Spitze des Borstenbündels ausgeschieden, oder sie tritt auf dessen ganzer Länge zwischen den Borsten hervor. Eine Entscheidung hierüber konnte der Kleinheit der in Betracht kommenden Objekte wegen nicht durch direkte Beobachtung gewonnen werden, aber ich glaube durch folgende Überlegung zu einer der Sachlage entsprechenden Vorstellung ge-

kommen zu sein. Die glänzende Substanz teilt mit einem anderen, weiter unten zu behandelnden Blattlausexkret die Eigentümlichkeit, gleich nach ihrer Ausscheidung zu erstarren, woraus wohl hervorgeht, daß das Saugrohr zu ihrem Transport in die Wunde nicht benutzt werden kann. Die Inanspruchnahme des zweiten Kanals bietet diese Schwierigkeit nicht; ich möchte mich daher für die erste der obigen Möglichkeiten aussprechen. Der Zusammenhang zwischen den Mandibelborsten und dem Saugrohr ist nicht so locker, daß hier Raum für die Substanz zu finden wäre. Andererseits wieder scheint mir das Zustandekommen einer Scheide im Inneren größerer Hohlräume, seien es nun Zelllumina oder Intercellularen, bei ausschließlichem Ausfluß des Exkrets an der Spitze des Bündels schwer erklärlich, während man es sich unter der anderen Annahme leicht vorstellen kann.

Die merkwürdigste Eigenschaft der Scheidensubstanz wurde schon oben erwähnt; es ist die, daß sie im Momente des Austretens aus dem Borstenbündel erhärtet. In diesem Zustande bleibt sie auch bei dem Zurückziehen des letzteren aus der Pflanze erhalten. Ja, es scheint, als ob die Tiere auf dem Rückwege den Stichkanal mit neuen Mengen jener Masse ausfüllten, so daß sein Lumen ganz verschwindet oder nur als sehr feiner Stich noch erkennbar ist. Auf solche Art sorgt das Tier selbst für Konservierung der Stiche für den Beobachter. Jene Substanz setzt uns, wie schon Prillieux bemerkte, in Stand, auch wenn es nicht gelungen ist, ein Tier in seinem Stichkanale festzuhalten, den Weg seiner Borsten aufs genaueste zu verfolgen. Beispielsweise finden sich im Periderm der schon erwähnten Picea alba horizontal liegende Scheiden vor. Ihr Vorhandensein an dieser Stelle und in dieser Lage lehrt, daß die Tiere häufig fehl stechen, wohl weil die Borsten an besonders harten peripherischen Schichten abgleiten. Eine sehr auffallende Erscheinung ist die Verzweigung der Stichkanäle, welche besonders ausgeprägt in den Siebteilen der Gefäßbündel wahrgenommen wird. Bei Picea alba sehen wir den im übrigen ziemlich geraden und einfachen Kanal im Weichbast in mehrere Arme sich spalten, bei Papaver collinum zeigt sich in Fig. 22 die vor dem Siebteil gelegene Gruppe schwach sklerotisierter Zellen von einem komplizierten Kanalsystem durchzogen. Fig. 23 stellt einen verzweigten Kanal im Siebteil eines Blattnerven von Papaver somniferum dar und demonstriert zugleich, wie der Inhalt der Milchröhren von dem Borstenbündel umgangen wird, indem es nur ihre dicken, glänzenden Membranen

durchsticht. Bemerkenswert ist, daß fast alle die abgebildeten, zum Teil recht starken Äste intercellular verlaufen, und nur ihre äußersten Enden sich bis ins Innere von Zellen verfolgen lassen. In anderen Fällen, z. B. bei Picea alba, sind die Stiche auch im Weichbast intracellular.

Die biologische Bedeutung der Scheidensubstanz ergiebt sich aus der Betrachtung der Folgen, welche ihre Aussonderung nach sich zieht. Fast überall bildet sie ein allseitig geschlossenes Rohr, welches dem Borstenbündel dicht anliegt (vgl. Fig. 18) und nur da Unterbrechungen zeigt, wo es durch Cellulose ersetzt ist, d. h. an den Stellen des Bündels, welche im Inneren von Zellwänden verlaufen. Weil der Kanal nur gerade so weit ist, wie jenes dick, so findet die Scheidensubstanz hier keinen Raum, sich auszubreiten. Das Rohr wirkt im Inneren der Pflanze ähnlich wie das Rostrum auf ihrer Außenfläche. Versucht man ein starkes Haar in hartes Paraffin einzustechen, so biegt es sich, statt daß seine Spitze vorwärtsdringt, und ebenso würden sich ohne das Rohr die Oberkieferborsten verhalten. Beim Aufstoßen ihrer Spitzen auf eine etwas härtere Zellwand würden dieselben Halt machen, während, wenn der Druck seitens des Tieres fortdauert, ihre weiter rückwärts gelegenen Teile überall, wo dazu Platz ist, also im Inneren der durchbohrten Zellen und in den Intercellularräumen, sich krümmen müßten. Derartige Krümmungen aber verhindert eben das Rohr, dessen Wände im Verhältnis zum Borstenbündel recht dick sein können (Fig. 18) und an den bezeichneten Stellen noch besondere Verstärkungen zu haben pflegen (Figg. 8, 17, 20, 26). Es sorgt dafür, daß der Druck in möglichster Stärke sich bis zu den Borstenspitzen fortpflanzt, und liefert somit eine der wesentlichsten Bedingungen für ein kräftiges Vordringen derselben. Daß ohne die Scheidensubstanz die Borsten, wo Platz dazu ist, wirklich auseinanderklaffen, zeigt jeder Schnitt, der ein Stück eines Borstenbündels aus seiner Scheide zerrt. Durch einen solchen kann man mitten in einem Gewebe das Borstenbündel dreigeteilt sehen, wie es sich sonst nur auf der Oberfläche der Pflanze findet. Weniger leicht verständlich ist es, warum beim Herausziehen der Borsten aus der Pflanze neue Mengen der Scheidensubstanz in den Stichkanal ergossen werden. Ist ihr Ausfließen eine rein mechanische Folge des Einziehens der Borsten ohne weitere Bedeutung, oder geschieht es vielleicht, um die Wunde zu verschließen und dadurch einer zwecklosen Schädigung der Nährpflanze seitens äußerer Einflüsse vorzubeugen? Der thatsächliche Erfolg ist jedenfalls der, daß der Luft, Pilz-

fäden und Bakterien der Zutritt zu den durch den Stich eröffneten Zellen erschwert wird.

5. Nahrungsaufnahme der Pflanzenläuse.

Das Vorhandensein der Scheidensubstanz erlaubt uns, einen Versuch zur näheren Bestimmung der eigentlichen Nahrungsquelle der Pflanzenläuse zu machen, worauf bis jetzt nicht eingegangen werden konnte. Bei Betrachtung eines einzelnen Stiches bleiben wir im Zweifel darüber, ob das Tier die Nährstoffe einer durchbohrten Zelle nach der anderen auf dem ganzen Wege des Borstenbündels entnommen hat, oder ob das Ende des letzteren einen bevorzugten Saugort bezeichnet. Ein Präparat, in welchem wir nur das Borstenbündel in seiner momentanen Lage beim Tode des Tieres zu Gesicht bekommen, giebt nur ein Augenblicksbild, welches unter Umständen (wie in Fig. 7) freilich auffallend genug das Aufsuchen einer bestimmten Gewebspartie durch das Borstenbündel zeigen kann. Die Scheidensubstanz aber zeigt mehr. Wir werden sehen, wie sie in der sonderbaren Verzweigung der Stichkanäle uns die ganze Geschichte der Nahrungsaufnahme eines Tieres während seines Aufenthalts an einer bestimmten Stelle der Pflanze überblicken läßt.

Aus den in der Litteratur bezüglich des Ortes des Saugens vorhandenen Angaben geht nur hervor, daß die Borsten tief ins Innere des Pflanzengewebes eindringen. Prillieux sagt in seiner Arbeit über die Wolllaus des Apfelbaumes (Bull. de la soc. bot. de France, t. 22, p. 164, 1875): „Là où les pucerons sont fixés ils enfoncent leur trompe perpendiculairement à travers l'écorce dans les tissus de la tige et y puisent leur nourriture.“ R. Stoll (Über den Krebs der Apfelbäume, Mitt. a. d. Gesamtgebiet d. Botanik, hrsg. v. A. Schenck u. Chr. Luerssen, II, 1875, p. 198) giebt an, daß die Blutlaus ihren Rüssel durch die Epidermis und das Rindenparenchym in gerader, zur Achse des Zweiges senkrechter Richtung in das Cambialgewebe einbohrt. R. Goethe endlich (Mitt. über den Krebs der Apfelbäume, Berlin u. Leipzig, 1877) bildet p. 28, Fig. 33 den Rüssel von Coccus Mali Schrk. im Gewebe eines jungen Apfelblattes steckend ab. Derselbe durchsetzt, die Zellen durchbohrend, fast das ganze Blattgewebe von einer Epidermis bis zur anderen, ohne ein Gefäßbündel zu berühren. p. 32 folgt dann Fig. 38 mit dem Rüssel von Mytilaspis conchiformis Gmelin in einem Stück Rinde. Er

reicht tief ins Parenchym hinein und endet in einer todten Zelle. Die Fälle von PRILLIEUX und STOLL wären unserem dritten Typus unterzuordnen, während die beiden GOETHE'schen Fälle unserem zweiten Typus angehören dürften. Die oben ausgesprochenen Zweifel bezüglich der eigentlichen Nahrungsquelle werden durch die citierten Angaben nicht berührt.

a) Nahrungsquelle im ersten und dritten Typus.

Für die Stiche des ersten und dritten Typus ist die in Rede stehende Frage verhältnismäßig leicht gelöst. Die p. 46 beschriebene Gestalt der Kanäle, welche etwa einem einfachen, von der Epidermis her in die Pflanze eingedrungenen Pilzfaden gleichen, der im Weichbast oder Cambium Rhizoiden treibt, bedeutet, daß die Borsten erst in irgend einer Richtung bis in die letztgenannten Gewebe einstechen und dann eine kurze Strecke weit zurückgezogen werden, um in wechselnder Richtung immer wieder in dieselben einzudringen. Die Spitze des Saugorgans besucht auf diese Weise immer neue Cambium- resp. Weichbastzellen, und wir müssen annehmen, daß dies geschieht, um bald hier, bald dort Tribut zu erheben. Ich habe bis jetzt nicht bemerkt, daß bestimmte Elemente des Weichbastes, etwa die Siebröhren, hierbei bevorzugt würden, und in der That läge dafür auch kein Grund vor. Prüfen wir die drei den Weichbast zusammensetzenden Zellformen auf den Nährwert ihres Inhaltes für die Pflanzenläuse, so finden wir sie in dieser Beziehung gleichstehend. A. FISCHER (Ber. d. math.-phys. Klasse der Kgl. Sächs. Ges. d. W., 1885) spricht dem Cambiform die Herbeischaffung der Materialien zur Eiweißerzeugung als Hauptleistung zu, während er die Geleitzellen als spezifische Bildungsherde der Eiweißsubstanzen ansieht, die in den Siebröhren geleitet werden sollen, eine Theorie, welche den Nachweis der genannten Stoffe in den betreffenden Zellen voraussetzt. Das Eiweiß wird als Schleim oder in gerinnbarem Safte gefunden, also in Formen, welche saugenden Insekten auch bei großer Enge des Saugrohres zugänglich sind. Daneben fehlen die zur Honigtaubildung notwendigen Kohlehydrate nicht. Das erwiesene Vorhandensein von Stärkekörnern in den Cambiformzellen und Siebröhren läßt schließen, daß entsprechende Substanzen auch in gelöster Form daselbst vorkommen.

Nicht unerwähnt bleiben darf, daß auch außerhalb der Gruppe der Nährzellen Verzweigungen der Stichkanäle vorkommen. Man

darf sie als Probestiche auffassen, welche die Tiere machen mußten, um das Nährgewebe aufzufinden, dessen Lage bei dem Einstich ihnen ja unbekannt ist, wenn sie nicht, was oft vorkommt, sich anscheinend instinktiv an die Nerven eines Blattes ansetzen. Indes wäre auch hier noch zu untersuchen, ob nicht Probestiche an anderen Blattstellen dem definitiven Festsetzen vorhergehen. Als solche Probestiche, bei deren Bezeichnung im einzelnen Falle selbstverständlich eine gewisse Willkür waltet, sind wohl die in Fig. 24 und Fig. 25 abgebildeten leeren Kanäle anzusehen. In beiden Fällen haben wir es mit Schildläusen zu thun, welche mit Vorliebe den Nerven ansitzen. Die erstcitierte Abbildung stellt den Querschnitt eines Blattes von Pteris allosora dar. Die kleine gelbe Schildlaus hat senkrecht in die Blattunterseite eingestochen; ihr Borstenbündel ist aber nur bis in die vierte Zellschicht gelangt und hat sich dann wieder zurückgezogen, einen soliden Zapfen der glänzenden Substanz hinterlassend. Von der hypodermalen Zellschicht aus ist dann ein neues Vordringen in auf der ursprünglichen vertikaler Richtung erfolgt. Dasselbe führt durch mehrere Parenchymzellen hindurch in ein Gefäßbündel, welches endlich passende Nahrung liefert. Daß der erwähnte Zapfen wirklich einen Stichkanal und nicht etwa überschüssig ausgeflossenes Sekret darstellt, geht daraus hervor, daß er zum Teil im Inneren von Zellen gelegen ist, wohin er nur durch einen Stich gelangt sein kann. Fig. 25 zeigt ein ähnliches Vorkommnis im Blatte einer Raphidophora. Hier ist der definitive Stich bis in die Gefässbündelscheide gelangt und hat dort zwei Zellen angebohrt. Diese haben eine Alteration ihres Inhaltes erlitten, während die sonstigen durchstochenen Parenchymzellen eine solche ebensowenig wie bei Pteris erkennen ließen.

Eine weitere Stütze für unsere Behauptung, daß im ersten Stich-Typus der Weichbast die Nahrungsquelle der Pflanzenläuse darstellt, bilden die Fälle, in welchen das Borstenbündel außerhalb desselben ganz oder fast ganz intercellular verläuft. Hier kann die Nahrung eben nur dem Weichbast entnommen werden.

Andererseits drängen diese Fälle besonders zu der Frage, warum die Tiere nicht in der ersten besten Epidermis- oder Parenchymzelle ihr Sauggeschäft beginnen, sondern unter tausenderlei Schwierigkeiten in die Tiefe der Gewebe eindringen. Wer die neuere biologische Litteratur verfolgt und besonders Stahl's Buch über Pflanzen und Schnecken (Jena, G. Fischer, 1889) ge-

lesen hat, dem drängt sich sofort der Gedanke auf, daß dies wohl deswegen nicht geschehe, weil jene Zellen die vorzüglichsten Lagerstätten der Substanzen zu sein pflegen, welche der Pflanze als Schutzmittel gegen den Fraß vieler Tiere dienen, weil sie den letzteren unangenehm oder schädlich sind. In erster Linie sind unter jenen Stoffen die sogenannten Gerbstoffe zu nennen, weil sie die weiteste Verbreitung in der Pflanzenwelt besitzen. Es läßt sich leicht erweisen, daß sie auf Blattläuse in der That eine abstoßende Wirkung ausüben. Man braucht nur Stengelstücke von Carduus crispus oder Blattstücke von Viburnum Opulus in einer starken Gerbsäurelösung einigemale aufkochen zu lassen, damit sie gehörig davon durchtränkt werden, und dann zugleich mit in reinem Wasser gekochten Kontrollstücken mit den entsprechenden Blattläusen zusammenzubringen, etwa in einer Schachtel, und man wird nach einiger Zeit sehen, daß die Tiere sich fast ausschließlich an die in Wasser gekochten Stücke ansetzen. Folgendes war der Verlauf einiger derartiger Versuche.

Versuche.

1. Viburnum Opulus. Zwei mit Gerbstofflösung und zwei mit Wasser gekochte Blattstücke wurden übereinander geschichtet und zwischen sie eine Anzahl von Läusen gebracht. Nach einer Stunde fanden sich 10 derselben längs der Nerven der in Wasser gekochten Blatthälften ansitzend, nur 4 an den anderen. Nun wurden sämtliche Läuse auf die mit Gerbstoff gekochten Blatthälften übertragen. Nach abermaligem Verlauf einer Stunde waren dennoch wieder 8 an den Wasserstücken angelangt und nur 3 an den Gerbstoffstücken verblieben. Die übrigen hatten sich ganz von den Blättern entfernt.

2. Carduus crispus. Die Versuche mit Aphis Cardui sprechen womöglich noch deutlicher als die mit der Viburnum-Laus.

a) Zwei etwa 2 cm lange, in Gerbstoff resp. Wasser gekochte Stengelstücke wurden aneinanderstoßend unter eine Glasglocke gelegt. Nach einer Stunde saßen die 6 zugesetzten Tiere an dem Wasserstück an. Sie werden alle abgenommen und auf das Gerbstoffstück gebracht. Nach einer weiteren Stunde finden sich 3 auf dem Wasserstück, 1 auf dem Gerbstoffstück, während die übrigen umherirren. Von neuen Tieren nach $2^1/_2$ Stunde 6 am Wasserstück, 1 am Gerbstoffstück.

b) Zwei ebensolche Stengelstücke in einem geschlossenen Kästchen mit den Tieren zusammengebracht. Nach 2 Stunden 14 Tiere am Wasserstück, 3 am Gerbstoffstück. Alle werden an das Gerbstoffstück gesetzt. Eine Stunde später 10 am Wasserstück, 1 am Gerbstoffstück; nach weiteren 3 Stunden 14 am Wasserstück, 1 am Gerbstoffstück; am anderen Morgen 9 am Wasserstück, 1 am Gerbstoffstück.

Zu bemerken ist übrigens, daß solche Versuche nicht mit allen Aphiden gelingen, da viele sich an tote Substanzen überhaupt nicht festsetzen. Das war z. B. der Fall mit Aphis Solidaginis Fb., Aphis Picridis Fb., Aphis Sambuci L. und einer der auf Ahornblättern lebenden Arten.

Der Stengel von Carduus crispus und die Blattnerven von Viburnum Opulus enthalten normal eine ziemliche Menge von Gerbstoff, dessen Verteilung sich leicht feststellen läßt, indem man die genannten Pflanzenteile in eine Lösung von Kaliumbichromat bringt, welches jene Substanzen mit brauner Farbe niederschlägt. Die entstehenden braunen Massen finden sich auf Querschnitten in der Epidermis und der ersten unter ihr sich hinziehenden Zellschicht durchweg, außerdem in vielen, bei Carduus stellenweise selbst in allen Zellen des übrigen Parenchyms bis in die Nähe der Gefäßbündel; bei Viburnum ferner besonders reichlich in den dem Weichbast außen angrenzenden Elementen und dem Holzparenchym, bei Carduus nur noch in der den Kranz der Sekretschläuche zunächst umziehenden Zelllage.

Wir sehen somit, daß in der That eine chemische Ursache die Säfte der peripherischen Gewebspartieen für die Blattlaus ungenießbar macht. Schon das Vorhandensein des Gerbstoffes würde sie nötigen, ihre Nahrung mehr in der Tiefe zu suchen. Daß dies jedoch nicht der einzige Grund für diese auffallende Erscheinung ist, lehrt die Betrachtung des Einstichs in Pflanzen, welche von Gerbstoffen und sonstigen chemischen Schutzmitteln frei sind, wie solche z. B. die Gräser darstellen. Die grüne Aphis Avenae Fb., welche unter anderem auf den Blättern und Blattscheiden von Avena sativa lebt, sucht ebenfalls gerne den Weichbast der Gefäßbündel auf, obgleich hier keine ungenießbaren Stoffe sie abhalten, aus den Parenchymzellen zu schöpfen. Der Zellsaft der letzteren giebt eben bei seiner Eiweißarmut nur eine dürftige Nahrung ab. Ihr plasmatischer Inhalt aber wird von den Tieren

nicht aufgenommen, vielleicht weil er den feinen Saugkanal verstopfen müßte. Er findet sich thatsächlich in vom Borstenbündel gelegentlich durchstochenen Grundgewebszellen noch vor, und zwar oft anscheinend unversehrt, so daß noch Kern und Chlorophyllkörner ganz ebenso in ihm unterschieden werden können, wie in den vom Stiche nicht berührten Nachbarzellen. Endlich ist noch eine Erwägung mehr allgemeiner Natur hier am Platze. Es gehört zu den Lebensbedingungen der in größeren Gesellschaften lebenden Blattläuse, wie vieler anderer Parasiten, daß sie ihren Wirt schonen, um nicht sich selbst und ihren Nachkommen die Nahrungsquelle vorzeitig zu verschließen. Das Zustandekommen einer der dichtgedrängten Blattlauskolonien, wie sie z. B. die schwarze Blattlaus der Hollundertriebe (Aphis Sambuci L.) darbietet, wäre undenkbar, wenn die Tiere die äußeren Zellen ihres Substrates töteten. Letzteres aber wäre nicht zu umgehen, wenn dieselben ausreichende Nahrung liefern sollten.

Einen interessanten Spezialfall des ersten Typus bilden die Stiche von Coccus Cacti, wie ich sie im Stengelgliede einer Opuntia fand, welche ich durch freundliche Vermittelung von Professor Stahl in Jena aus Algier erhielt. Unterhalb der dickwandigen, subepidermalen Schichten liegt bei der betreffenden Pflanze ein grünes, intercellularraumreiches Rindenparenchym, an welches sich etwa 2 mm unter der Oberfläche die gefäßbündelführende Zone, deren Bündel durch ein chlorophyllarmes, ziemlich großzelliges Teilungsgewebe verbunden sind, anschließt. Die Stichkanäle verlaufen im allgemeinen senkrecht zur Oberfläche, teils inter-, teils intracellulär bis in dieses Gewebe hinein, auf ihrem Wege durch die Rinde weder Verzweigungen erleidend, noch Verfärbung der angestochenen Zellen hervorrufend. An der Grenze des Teilungsgewebes erst weisen die Kanäle Zweige auf, die sich in dasselbe hinein erstrecken (s. Fig. 14). Wir gehen wohl nicht fehl mit der Behauptung, daß sie hier in den in Vermehrung begriffenen Zellen die besten Nährsubstanzen vorfinden, wenn auch Millon's Reagens in denselben keine stärkere Färbung hervorrief als in der Rinde. (Nur das die centrale Lamelle des Stengelstückes einnehmende Mark reagierte merklich schwächer, während es andererseits mit Fehling's Lösung einen stärkeren Niederschlag ergab als die peripherischen Gewebspartieen.) Die Behandlung mit wässriger Jodlösung wies in den in frischem Zustande ganz durchsichtigen Zellen auf einen ziemlich starken Proteïngehalt hin. Von besonderem Werte wäre es gewesen, in den angesaugten Zellen

die Substanz oder die Substanzen zu entdecken, aus welchen das Insekt seinen roten Farbstoff erzeugt, und in der That konnte ich eine Beobachtung machen, welche vielleicht geeignet ist, auf den richtigen Weg hierzu hinzuleiten. Ließ ich einen Querschnitt durch den Opuntienstengel einige Tage unter der feuchten Glocke in einem Wassertropfen liegen, so färbten sich die Kerne eines großen Teiles seiner Zellen rosarot, während ihr Kernkörperchen eine tiefrote Farbe annahm. Die Chlorophyllkörner konnten dabei noch anscheinend unversehrt erhalten sein. Die Zellen machten ganz den Eindruck, als ob sie zum Zwecke der Kernfärbung mit einer Karminlösung behandelt worden wären, und man darf annehmen, daß der rote Farbstoff durch irgend welche mit dem Absterben der Zellen verbundene Vorgänge, am wahrscheinlichsten wohl durch Oxydation, aus einer farblosen, vorher im Zellsafte gelösten Substanz sich gebildet habe und gleich bei der Entstehung in den Zellkernen aufgespeichert worden sei. Sollte der Farbstoff mit dem Karmin sich identisch erweisen, so dürfte letzteres sich auch direkt aus der Pflanze darstellen lassen, wie ja auch andere vegetabilische Farben aus farblosen Pflanzenstoffen gewonnen werden. Freilich wird es im vorliegenden Falle wohl immer am vorteilhaftesten bleiben, die Erzeugung des Farbstoffes durch den Coccus besorgen zu lassen, welcher ihn in seinem Körper konzentriert und die Pflanze nach dem mir vorliegenden Material nicht merklich schädigt.

b) Ursache des intercellularen Stichverlaufs.

Von der oben behandelten Frage nach der Ursache des Stiches in die Tiefe ist zu trennen die nach den Ursachen des intercellularen Stichverlaufes, welchen man in vielen dem ersten Typus angehörigen Fällen in größerer oder geringerer Ausdehnung beobachtet. Außer dem oben näher beschriebenen Vorkommen im Blütenstengel von Papaver collinum fand ich ihn besonders gut ausgeprägt in einem Blatte von Gymnadenia conopea. Hier verliefen oft die gesamten Kanäle innerhalb der Zellwände, nur in den Intercellularräumen aus ihnen heraustretend und hier von runden Knötchen der Scheidensubstanz umhüllt (Fig. 26). Sowohl bei Papaver als bei Gymnadenia lassen sich die Zellen leicht voneinander trennen. Die Mittellamellen des sklerotischen Ringes bei Papaver speziell bestehen aus einem vollkommen lockeren und weichen Materiale, welches einem Durch-

gleiten des Borstenbündels kaum ein Hindernis entgegensetzt. Jeder absichtlich oder unabsichtlich einer Zerrung unterworfene Schnitt lehrt, mit welcher Leichtigkeit die Zellen in der Mittellamelle sich voneinander loslösen. Diese Befunde zeigen, daß der auf den ersten Blick so auffällige intercellulare Verlauf der Borstenbündel einfach dadurch bedingt ist, daß dieser Weg ihnen den geringsten Widerstand bietet. Daß dabei gerbstoffreiche oder sonst den Blattläusen vermutlich unangenehme Zellinhalte umgangen werden, ist ein Vorteil für das Tier, welchen es nebenbei erreicht. Sein Verhältnis zu diesen Zellinhalten ist wohl bestimmend für das Ziel der Stiche, nicht aber für die Richtung des Weges, auf welchem die Borsten zu diesem Ziele gelangen.

Einen indirekten Beweis hierfür bieten die Fälle, in welchen die Stiche nicht intercellular verlaufen, sondern die Zellen in beliebiger Richtung durchbohren. Bei sonst intercellularem Verlauf sticht das Borstenbündel von Aphis Cardui in die Sekretbehälter von Carduus crispus ein, weil deren Wände wegen ihrer geringen Dicke keine Spaltung zulassen, während sie im übrigen sehr leicht zerreißbar sind, wie mißratene Schnitte in recht unliebsamer Weise oft genug darthun. In den Blättern von Avena sativa und den verschiedensten anderen Pflanzen findet man ebenso bei dickeren Zellwänden intercellulare Borsten durch zartes, in den Wänden fest zusammenhängendes Parenchym intracellular ihren Weg zum Weichbaste suchen.

Der durchweg intracellulare Borstenverlauf in den unserem dritten Typus angehörigen Beispielen findet seine Erklärung in der außerordentlichen Stärke der Borsten der betreffenden Tiere, die bei Lachnus direkt festgestellt wurde und bei Trama aus der grossen Weite der Stichkanäle leicht zu entnehmen ist. Solche kräftigen Stechapparate brauchen nicht unter Biegungen sich die Stellen geringeren Widerstandes auszusuchen, sondern sie können einfach geradeaus ihrem Ziele entgegengehen. In den Wurzelrinden kommt hierzu die Dünne der Zellwände, welche wie bei den Sekretbehältern von Carduus crispus die Durchbohrung mindestens ebenso leicht erscheinen läßt wie eine Spaltung.

Bei Besprechung des Einstichs der Borsten in Stengel von Carduus crispus und Blätter von Viburnum Opulus wurde gesagt, daß derselbe in der Regel intercellular, d. h. auf der Grenze zwischen zwei Epidermiszellen erfolge. Dies auch in anderen Fällen zu beobachtende Verhalten erklärt sich daraus, daß diese Stellen die bequemsten Ansatzpunkte für die Borstenscheide, den

sogenannten Schnabel der Blattläuse, bieten, welche von den konvex oder gar, wie bei Viburnum, pyramidal nach außen gewölbten Wandpartien über den Zelllumina einfach in die zwischenliegenden Vertiefungen abgleitet. Auch bei Avena sativa, wo unter 35 Stichen keiner war, der nicht auf der Grenze zweier Zellen begonnen hätte, sind die Außenwände der letzteren stark konvex. Man könnte hier daran denken, daß über den Zellgrenzen die Verkieselung der Wände schwächer sei. Davon ist aber nichts zu sehen. Das Kieselskelett der Epidermisaußenwände stellt ein zusammenhängendes Häutchen dar, welches gleichmäßig über Zellen und Zellgrenzen verläuft.

An einem Blatte von Tulipa viridiflora, deren Epidermiszellen nur sehr schwach gewölbt sind, trafen unter 23 Stichen 12 die Zellgrenzen, 11 die Zellflächen. Am Blatte von Gymnadenia conopea machte sich wieder eine Bevorzugung der ersteren geltend, obwohl hier fast gar keine Wölbung vorhanden ist. Von 32 Stichen trafen 21 die Zellgrenzen. Zum Teil erklärt sich dies daraus, daß die Cuticula der Blattunterseite, welche von den Tieren befallen war, mit zweierlei Falten versehen ist: schärferen, welche in der Längsrichtung der Blätter parallel nebeneinander ununterbrochen über die Zellen hinlaufen, und flacheren, die, auf den ersteren senkrecht stehend, die Längsscheidewände je zweier Nachbarzellen überbrücken (Fig. 26). Stellenweise gehen beide mehr allmählich ineinander über. Sicherlich gewähren die flachen, breiten Falten der Scheide einen um ein Geringes bequemeren Ansatzpunkt als die schärferen, doch erscheint der dadurch bedingte Unterschied im Einstich unbedeutend, wenn man in Rechnung bringt, daß von den 21 Grenzzellstichen noch 4 auf Quergrenzen kamen, über welche die schärferen Falten sich erstrecken.

Bemerkenswert ist noch, daß der Einstich in eine Epidermiszelle nicht von einer Durchbohrung des Plasmaschlauchs begleitet zu sein braucht. Bei den genannten Monocotylen habe ich mehrmals den Stich zwischen Zellwand und Protoplasma von einer Seite der Zelle zur anderen gehen gesehen: der beste Beweis dafür, daß die betreffende Blattlaus keinen Geschmack an dem Zellinhalte fand, und ein höchst auffallendes Zeichen des feinen Gefühls, mit welchem sie ihr Borstenbündel zu dirigieren vermag.

c) Nahrungsquelle in den Stichen des zweiten Typus.

Untersuchen wir nun, wie sich die Frage nach dem Orte der Nahrungsentnahme für die Stiche unseres zweiten Typus entscheidet. Schon die Betrachtung des allgemeinen Verlaufs der Kanäle thut, wie wir bereits sahen, dar, daß dieselben in keiner Beziehung zum Gefäßbündel stehen. Damit im Einklange befinden sich die Beobachtungen, welche man über die Verzweigung der Stichkanäle und das Verhalten des Inhaltes der durchstochenen Zellen macht. In den Cattleya-Zellen (Fig. 27) war von Scheidensubstanz gewöhnlich nur so viel zu finden, als zur Bildung eines Rohres um das Borstenbündel hinreichte. Der Stichkanal zeigte einige zerstreute und namentlich nicht, wie in den Stichen des ersten und dritten Typus an besonderen Stellen gehäufte Verzweigungen. Es ist dies auch nicht anders zu erwarten, denn das Borstenbündel befindet sich in jeder Parenchymzelle an der Nahrungsquelle. Hier findet der früher erwähnte zweite Ernährungsmodus statt. Das Saugrohr erschöpft Zelle auf Zelle und dringt dabei von einer Parenchymzelle zur anderen vor. Die außerordentliche Länge der Borsten erklärt sich in diesem Falle nicht daraus, daß sie tief im Gewebe den Weichbast aufzusuchen hätten; sie ist aber notwendig, um eine genügend große Anzahl von anzusaugenden Zellen in den Bereich des Tieres zu bringen, welches bekanntlich schon bald nach seiner Geburt sich nicht mehr von der Stelle bewegt. Dieselben Beobachtungen macht man an den Stichen in Opuntia chimochyla.

d) Vorgänge im Inneren der angesaugten Zellen.

Die beiden letztgenannten Pflanzen sind wegen der Größe ihrer Zellen geeignet, einen Einblick in die Veränderungen zu gewähren, welche der Stich in den angesaugten Zellen hervorruft. Dieselben zeigen meist verschiedene Stadien eines krankhaften Zustandes bis zum gänzlichen Absterben; doch kommen auch anscheinend ganz unversehrte Zellinhalte in der Stichlinie, namentlich bei dünnen Borstenbündeln kleinerer Schildläuse, vor. Die Krankheit äußert sich bei Opuntia chimochyla im Gelbwerden der Chlorophyllkörner, wobei die Fähigkeit der Zellen, plasmolysiert zu werden, noch erhalten bleiben kann, bei Cattleya crispa (Fig. 27) in einem Aufquellen und Braunwerden derselben Organe, womit gleichzeitig der Zellkern in eine homogene

Masse mit unregelmäßigem Umriß verwandelt wird. Auch bei den früher erwähnten Citrus-Blättern erschienen die durchstochenen Zellen vergilbt. Die gedachten Veränderungen sind nicht eine direkte Folge der mechanischen Einwirkung des Stiches, denn eine solche führt, wie jede zerrissene Zelle zeigt, keine Verfärbung der Chlorophyllkörner herbei. Sie müssen zu der Nahrungsentnahme seitens der Schildläuse in Beziehung stehen. Über die letztere läßt sich sagen, daß sie zunächst auf Kosten des Zellsaftes vor sich geht, denn der Plasmakörper mit seinen Organen ist auch in den Zellen, welche die saugende Spitze des Borstenbündels bereits weit hinter sich gelassen hat, noch erhalten. Daß gleichzeitig mit dem Saugen der Ausfluß eines Giftes in die Wunde stattfinde, ist für Typus II wahrscheinlich; es könnte als eine Art von Speichel secerniert werden, welcher sich an der Mündung des Saugrohres mit der Nahrung mischen würde. Der natürliche Weg zur Ergießung eines derartigen Sekrets, die zweite Rinne der Saugborsten, welche in unserer Figur durch die kleinere helle Stelle dargestellt wird, wurde freilich oben bereits für die glänzende Scheidensubstanz in Anspruch genommen, doch könnte diese selbst ja enzymotische Eigenschaften besitzen. Von anderen Schnabelkerfen ist bekannt, daß sie durch den unteren Kanal des Saugrohres eine Flüssigkeit herausspritzen können (vergl. Leon, Beitr. zur Kenntnis der Mundteile der Hemipteren, Jena 1887, und die daselbst citierte Litteratur), welche nach Plateau Stärke zu lösen vermag (Plateau, Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les insectes, Bruxelles 1874). Ein derartiger Stoff müßte auch den Pflanzenläusen von größtem Vorteile sein. Die Lösung der Stärke in einer Zelle unter fortwährender langsamer Absaugung des entstehenden Zuckers würde einen osmotischen Zustrom entsprechender Substanzen nach der angestochenen Zelle hin veranlassen, welcher den Tieren immer neue Nahrung zuführte. Geschieht der Einstich in junge, noch wachstumsfähige Zellen, so kann durch denselben Prozeß die Entstehung hypertrophischer Neubildungen angeregt werden. Die angesaugte Zelle spielt in diesem Falle die Rolle eines Vegetationspunktes insofern, als auch an einem solchen dauernder Substanzzufluß durch fortwährenden Verbrauch hervorgerufen wird.

Eine ausführliche Erörterung dieser Verhältnisse kann erst bei einer bereits in Angriff genommenen Bearbeitung der Blattlausgallen ihre Stelle finden. Hier bemerke ich nur noch zur Ergänzung des Vorhergehenden, daß auch bei den Stichen des ersten

und dritten Typus bezüglich der Inhaltsverhältnisse der angesaugten Zellen gelegentlich festgestellt werden konnte, daß ihr plasmatischer Inhalt erhalten bleibt. Wir dürfen daraus schließen, daß auch hier wie im zweiten Typus der Zellsaft die Nahrung der Läuse bildet. Der Inhalt der auf dem Wege zum Weichbast durchstochenen Zellen bleibt, wie bereits erwähnt, oft unverändert. Wenn sie absterben, so ist das eine Folge der im Verhältnisse zu ihrer Größe sehr bedeutenden Verletzung durch das Borstenbündel oder des Druckes der ausfließenden Scheidensubstanz, welche manchmal die Zellen fast ganz ausfüllt.

In der Litteratur finden die Inhaltsverhältnisse der angestochenen Zellen nur geringe Berücksichtigung. R. Goethe giebt an, daß rings um den Stich von Coccus conchaeformis im Herbst sich die Zellen in ziemlicher Ausdehnung bräunen. „Eine Korkschicht", heißt es dann l. c. weiter, „lokalisiert jedoch den Schaden, so daß man beim Abschneiden der Periderme nur braune Stiche wahrnimmt, welche teils die Richtung der Markstrahlen haben, teils in der Rinde auf- und abwärts verlaufend sich manchmal in sehr großer Menge nebeneinander befinden." Goethe schließt aus diesen Erscheinungen, daß vielleicht von den Tieren eine schädliche Flüssigkeit in die Wunde ergossen wird, und giebt derselben Meinung auch in seinem Aufsatze über die Blutlaus, Schizoneura lanigera Hausm., Ausdruck. Hier machen es ihm die Wucherungen, welche infolge des Stiches in der verletzten Rinde auftreten, wahrscheinlich, daß das Tier irgend welche, einen Reiz ausübende Substanz in die Wunde einfließen läßt, um ein stärkeres Herbeiströmen von Nährstoffen und damit eine reichlichere Ernährung zu erzielen. Wir haben oben gesehen, wie man sich diesen Vorgang etwa vorstellen kann.

e) Anhang. Bildung des Gummilacks.

Die im Vorhergehenden mitgeteilten Beobachtungen über die Blattlausstiche legen die Frage nach der Natur der „Ausschwitzungen" nahe, welche nach vielen Angaben der botanischen und droguistischen Litteratur infolge des Stiches einer Pflanzenlaus von seiten der Pflanze gebildet werden. Wo die Stichkanäle, wie in allen bisher betrachteten Fällen, mit dem von uns beschriebenen Sekrete ausgefüllt werden, ist ein Auftreten derartiger Ausschwitzungen ausgeschlossen. Die betreffenden Erscheinungen müßten besondere, von dem allgemeinen Schema abweichende Vorkommnisse

darstellen. So nur wäre z. B. die Bildung des Gummilacks verständlich, welche in der Litteratur vielfach besprochen worden ist.

Nachdem WIEGAND 1863 (PRINGSHEIM's Jahrbücher III, p. 168) eine höchst eigentümliche Theorie über seine Entstehung aufgestellt hatte, sah sich WIESNER 1873 (Rohstoffe des Pflanzenreichs, p. 117) zu dem Eingeständnis genötigt, daß die Bildungsgeschichte des Gummilacks noch unaufgeklärt sei, und HUSEMANN begnügt sich mit anderen in seinen Pflanzenstoffen (II. Aufl., 1884, Bd. 2, p. 904) mit der Angabe, daß derselbe nach dem Stiche der Lackschildlaus, Coccus Lacca KERR., aus den Zweigen des auf den Molukken einheimischen Croton lacciferum L. s. Aleurites laccifera WILLD., auch wohl aus den Zweigen einiger ostindischer Ficus-, Acazia- und Zizyphus-Arten ausschwitze. Mir standen zur Untersuchung einige von Prof. STAHL aus Java mitgebrachte Zweige einer Canavalia mit Lackbildung und ein als „Stocklack" bezeichnetes fingerdickes Aststück mit dickem Lackbelag aus der Großherzoglichen pharmakologischen Sammlung in Jena zu Gebot. Beide Vorkommnisse glichen sich darin, daß der Lack in Gestalt dünnwandiger, hohler, etwa $^1/_2$ cm hoher Blasen vorhanden war, welche an den STAHL'schen Zweigen vereinzelt oder in kleineren Gruppen, an dem Jenaer Stück in einer zusammenhängenden Masse dicht aneinandergepreßt auftraten. Von Tieren waren nur in einigen der Lackzellen verschrumpfte Reste zu finden, aus welchen Kalilauge einen prachtvollen dunkelvioletten Farbstoff auszog. Einige Querschnitte ließen intracellulare Stiche mit reichlicher Scheidensubstanz erkennen, die vollständig den bisher beschriebenen sich anreihen. Damit war die Ausschwitzungstheorie schon höchst unwahrscheinlich geworden; für die javanischen Zweige konnte ich sie vollständig widerlegen durch die Auffindung der verschiedensten Stadien der Lackbildung, aus welchen hervorging, daß der Lack als eine Absonderung des Coccus selbst zu betrachten ist, welche in eine Linie mit den Schildbildungen anderer Cocciden gestellt werden muß. Ich stehe nicht an, diese Ansicht auch auf den Jenaer Stocklack zu übertragen, und bin überzeugt, daß sie sich auch für andere Sorten bewahrheiten wird. In Zukunft muß demnach der Gummilack aus den botanischen Lehrbüchern verschwinden und unter den tierischen Produkten abgehandelt werden.

Kapitel V.

Die Bedeutung des Honigtaus für die Pflanzen.

1. Einleitende Bemerkungen über die Bedeutung der Pflanzenläuse überhaupt für die Pflanzen.

Bei einer Betrachtung des Verhältnisses, in welchem die Blattläuse zu der Pflanzenwelt stehen, ist zu unterscheiden zwischen der Wirkung, welche sie direkt durch ihr Stechen und Saugen auf die Pflanzen ausüben, und der Bedeutung, die der Honigtau etwa für dieselben gewinnt.

In bezug auf den ersten Punkt zählt FRANK in seinem Handbuch der Pflanzenkrankheiten dreierlei Arten von krankhaften Erscheinungen auf, welche durch die Blattläuse hervorgerufen werden können. Wir wollen versuchen, sie mit den im vorigen Kapitel mitgeteilten Erfahrungen in Beziehung zu setzen.

Als erste jener Erscheinungen nennt FRANK ein Gelbwerden oder Gelbfleckigwerden von Blättern, welches durch die ganze Dicke des Blattes hindurchgreift und von den am stärksten mit Läusen besetzten Punkten ausgeht. Es beruht nach ihm auf einer Desorganisation der Chlorophyllkörner und endigt nach einiger Zeit mit einem Braunwerden und Vertrocknen der Blattstellen oder des ganzen Blattes. Ein Beispiel für diesen Vorgang bietet unter den besprochenen Fällen Cattleya crispa. Die Flecken entstehen hier dadurch, dass die durchstochenen Zellen absterben. Von ihnen aus kann dann durch den austretenden Saft die Schädigung wohl auch auf nicht direkt getroffene Zellen übertragen werden. Unter Umständen, z. B. in feuchten, warmen Gewächshäusern, können auch Pilze eingreifen und fortschreitende Zerstörungsprozesse veranlassen.

An zweiter Stelle wird bei FRANK das Verkümmern erwähnt, welches eintritt, wenn sehr jugendliche Teile stark mit Blattläusen besetzt sind. Ein solches hatte ich bei einem Exemplar von Sinapis alba zu beobachten Gelegenheit, in dessen Blütenstand die Achsenteile vollständig mit der „blau-weiß-grau“ bestäubten Aphis Brassicae L. bedeckt waren. Wie ich erwartete, riefen die Stiche dieser koloniebildenden Tiere keine lokalen Absterbeerscheinungen hervor; aber der ganze befallene Pflanzenteil war verkrümmt und die Blüten und Früchte zum Teil nicht ordentlich

ausgebildet. Die Stichkanäle verliefen grossenteils intercellular und endigten in der Stärkescheide und dem Weichbast. Man kann sich leicht vorstellen, wie die Entnahme der hier vorhandenen, z. T. in Wanderung nach den Verbrauchsstellen begriffenen lebenswichtigen Stoffe die ganze Entwickelung des befallenen Pflanzenteils beeinträchtigen muß. Bei der Erklärung der Verkrümmungen speziell, wie der in anderen Fällen als Blattlauswirkung auftretenden Faltungen und Kräuselungen von Blättern, sind die Folgen der Wasserentziehung aus wachsenden Zellen seitens der Tiere in Betracht zu ziehen, für deren Umfang die aus den Tabellen des Kapitels II ersichtliche Menge der flüssigen Exkremente einen Maßstab abgiebt. Einseitiger Wasserverlust eines wachsenden Organs veranlaßt Abnahme der Turgescenz der Zellen der betreffenden Seite und verschafft auf diese Weise den wachsenden Zellen der Gegenseite einen Vorsprung, der sich in einer nach der Stichstelle hin konkaven Krümmung des ganzen Pflanzenteils ausspricht. Ob sich alle mit den Krümmungen vergesellschafteten Veränderungen in letzter Linie hierauf zurückführen lassen, bleibe einstweilen dahingestellt. Auch diese Frage kann nur bei einer hier nicht beabsichtigten eingehenden Besprechung der dritten Frank'schen Reihe von Blattlauswirkungen, der Blattlausgallen, ihre Erledigung finden.

Im großen und ganzen sind die Veränderungen, welche die direkte Einwirkung der Blattläuse in dem Vegetationsbilde unserer Gegenden bedingt, sehr unscheinbar. „Erheblichen Schaden", sagt Schrank (Fauna boica II) nach einem Citat von Kaltenbach, „bringen die Blattläuse den Pflanzen, auf welchen sie wohnen, wohl nicht. Sie sitzen oft dicht an den Fruchtstielen des Holunders, Hartriegels und Schneeballenstrauchs, ohne daß eine einzige Beere fehlte. Rollen sie gleich die Blätter oder krausen sie dieselben mannigfaltig, so sind diese Blätter allemal, in Rücksicht auf die ganze Pflanze, in geringer Anzahl, die man dem Gewächse ganz wegnehmen könnte, ohne seine Lebensverrichtungen im geringsten zu stören." Der Autor bezieht diese Äußerungen nur auf das Vorkommen der Blattläuse in der freien Natur, und in dieser Einschränkung liegt in ihnen ohne Zweifel etwas Wahres. Es muß auffallen, daß Parasiten, welche mit einer so ungeheueren Vermehrungsfähigkeit begabt sind und an kultivierten Pflanzen so verheerend auftreten können, im Freien in der Regel kaum merklichen Schaden anrichten. Die Erklärung dafür liegt erstens

darin, daß die zahlreichen Feinde der Pflanzenläuse, sowie ihre Abhängigkeit von den Witterungsverhältnissen dafür sorgen, daß sie im Freien nicht überhand nehmen.

In Pflanzenkulturen ist die Wirkung dieser günstigen Umstände häufig mehr oder weniger aufgehoben. Blattlausvernichtende Winde und Regengüsse sind in Gewächshäusern und Zimmern ausgeschlossen; auch die Feinde der Blattläuse finden sich hier nicht oder wenigstens viel spärlicher als im Freien, und das dürfte der Hauptgrund für ihr Überhandnehmen sein. Ferner aber wird ihr Angriff durch dichten, nicht gehörig beleuchteten Stand unterstützt, indem dadurch die Pflanzen verhindert werden, ihre Zellwände in der gehörigen Stärke zu entwickeln. Wie weit auch andere Krankheitserscheinungen die Angriffe der Pflanzenläuse begünstigen, vermag ich nicht zu beurteilen. Die Erfahrung der Praktiker, wonach reichliche Düngung einen Schutz gegen jene bildet, würde dafür sprechen, daß es in nicht geringem Grade geschieht. Indessen ist man auf diesem Gebiete leicht einer Verwechselung von Ursache und Wirkung ausgesetzt. Die Parasiten kommen oft erst zur Beobachtung, wenn sie selbst anfangs gesunde Pflanzen zum Kränkeln gebracht haben. Eine große Anzahl nebeneinander stehender Exemplare den Blattläusen zugänglicher Pflanzen, wie in Hopfen- und Erbsenanlagen, wird außerdem ihre Vermehrung ins Große wachsen lassen können, auch wenn sonst die begünstigenden Umstände auf ein Minimum reduziert sind, weil hier die Vermehrung der Blattlausfeinde mit der ihrer Opfer nicht gleichen Schritt hält.

Ein zweiter Umstand, welcher dazu beiträgt, in der Natur die Blattlausschädigungen unauffällig zu machen, ist der, daß so viele Blattläuse Spezialisten, d. h. auf eine oder mehrere ganz bestimmte Pflanzen angewiesen sind, deren Auswahl in unserer Flora vielleicht mehr davon abhängt, ob ihr Weichbast für Saugborsten von gegebener Stärke und Länge zugänglich ist, als von der Beschaffenheit der Pflanzensäfte, welche da, wo die Tiere wesentlich im Gefäßbündel ihre Nahrung suchen, weniger in Betracht kommt. Beispielsweise mag das spärliche Vorkommen von Pflanzenläusen auf Farnkräutern eher auf das Vorhandensein der schwer durchdringbaren Gefäßbündelscheiden zurückzuführen sein als auf den Gerbstoffgehalt der Parenchymzellen. Die oben erwähnte Schildlaus auf Pteris allosora ließ sich wenigstens durch letzteren nicht abhalten, die hier nicht sklerenchymatisch umscheideten Gefäßbündel intracellular aufzusuchen. Nun zeigen

die mit der Reblaus gemachten Erfahrungen, daß Pflanzenläuse die Existenz gewisser Pflanzen unter bestimmten äußeren Bedingungen unmöglich machen können, häufiger aber regelt sich das Verhältnis zwischen Spezialist und Wirt so, daß dieser nicht zu sehr geschädigt wird. So unterliegen viele Pflanzen nur verhältnismäßig kurze Zeit den Angriffen ihrer Läuse, weil in ihrer fortschreitenden Entwickelung durch Verstärkung der Zellwände und Korkbildung jenen der Nährboden entzogen wird.

2. Schaden des Honigtaus für die Pflanzen.

Enger mit unserer Aufgabe verknüpft als diese flüchtigen, mehr gelegentlichen Bemerkungen ist die Frage nach der Bedeutung des Honigtaus für die Pflanzen.

a) Direkter Einfluß des Honigtaus.

Ein direkt schädigender Einfluß desselben könnte dadurch gegeben sein, daß er den Zellen durch osmotische Saugung Wasser und damit auch andere wichtige Substanzen entzöge. Wie wir gesehen haben, findet diese Art der Einwirkung aber nicht statt, da jene Saugung durch die Cuticula hindurch nicht vor sich geht. Auch eine Schädigung durch etwaiges Eindringen des Honigtaus ins Innere der Zellen läßt sich nicht nachweisen. Die Angabe von Th. Hartig, nach welcher das Auftreten des Honigtaus auf Rosen von Verfärbung des Chlorophylls und Einsinken der Zellen begleitet sein sollte, habe ich nirgends bestätigt gefunden. Auf den Blättern der Rosen wie vieler anderer Pflanzen treten häufig kleine gelbe, gegen die Umgebung etwas eingesunkene Fleckchen von kaum 1 bis mehrere Millimeter Durchmesser auf. Dieselben stehen aber zu dem Honigtau in gar keiner Beziehung. Man findet sie ebenso häufig auf honigtaubenetzten wie auf freien Blättern, und bei Versuchen im feuchten Raum, in welchen auf horizontal gelegte Blätter kleine Honigtautröpfchen gebracht wurden, die dann tagelang liegen blieben, gelang es mir nicht, eine ähnliche Erscheinung hervorzurufen. Die betreffenden Flecke verdanken denn auch ihre Entstehung dem Fraße irgend eines Tieres, wie daraus hervorgeht, daß man bei der mikroskopischen Untersuchung in ihrem Umkreise die Zellen zerstört mit durchlöcherten Wänden vorfindet. Ähnliche Flecke sind auf Baumblättern eine häufige Erscheinung. Auch hier haben sie mit dem

Honigtau nichts zu thun; vielmehr werden sie durch Tetranychus telarius, die Milbenspinne, verursacht.

Frank (Pflanzenkrankheiten p. 347) giebt an, daß man den Honigtau schon als Vorläufer der Sommerdürre des Laubes bemerkt habe, ohne übrigens diese beiden Dinge ausdrücklich in kausale Beziehung zu setzen. Ich habe eine dem genannten Vorkommen wenigstens äußerlich ähnliche Erscheinung im Juni 1890 bei einem von Blattläusen stark befallenen kräftigen Exemplar von Sorbus torminalis gesehen, dessen Blätter in großer Ausdehnung vollständig vergilbt waren. Wenn die Vergilbung hier, wie wahrscheinlich, mit den Blattläusen zusammenhing, so hatte sie doch mit dem Honigtau direkt jedenfalls nichts zu thun. Sommerdürre war sie nicht, denn der Baum steht auf feuchtem Untergrund, und auch das Wetter war in der Zeit der Beobachtung nicht außergewöhnlich trocken. Bei der Kürze der Angabe Frank's wage ich übrigens nicht, darüber zu entscheiden, ob derselben ähnliche Vorkommnisse zu Grunde liegen.

Auch das frühzeitige Welken von Alleebäumen ist nicht eine Folge des häufig dabei gefundenen Honigtaus. Sehr stark mit Honigtau und später mit Rußtau bedeckte Bäume habe ich sogar länger grün bleiben gesehen als ihre Nachbarn. Wenn Honigtaubäume frühe welken, so beruht das auf einer Koïncidenz voneinander ganz unabhängiger Erscheinungen, welche beide durch dieselbe Bedingung, nämlich anhaltende Trockenheit, hervorgerufen werden.

b) Rußtau.

Wirklich schädlich und sogar verderblich kann der Honigtau werden, indem er epiphytischen und parasitischen Pilzen Gelegenheit zur Ansiedelung auf den von ihm beschmutzten Pflanzen bietet. Die harmlosesten unter ihnen sind die Rußtaupilze, welche mit ihren mannigfaltigen Gonidienbildungen gegen den Herbst hin die Blätter vieler unserer Bäume mit schwarzen Krusten überziehen und auch in Gewächshäusern nur zu oft als ungebetene Gäste erscheinen. Die schwarzen Überzüge bestehen größtenteils aus locker aneinander gereihten oder zusammengehäuften schwarzgrünen Zellen oder Zellgruppen mit darunter gemischten farblosen, hefeartigen Sproßzellen und verhältnismäßig wenigen, ebenfalls ganz dunkel gefärbten und farblosen Fäden.

Nachdem schon Meyen (Pflanzenpathologie, p. 187) die An-

sicht ausgesprochen, daß die Rußtaupilze keine eigentlichen Schmarotzer seien, sondern sich von dem Honigtau ernährten, ist später diese Meinung besonders von Zopf verteidigt und näher begründet worden. In seiner Arbeit über die Gonidienfrüchte von Fumago (Halle 1878) zeigte Zopf, daß diese Pilze in der That mit ihrer Ernährung nicht auf lebende Pflanzenteile angewiesen sind, sondern auch in Fruchtsäften sich entwickeln können. Dieser Umstand allein würde freilich noch nicht ausreichen, um ihnen den parasitischen Charakter abzusprechen, denn man kann auch sicher parasitische Pilze, wie z. B. die insektentötenden Isarien, in Nährlösungen erziehen; es kommt aber noch hinzu, daß man noch nirgends die Rußtaupilze in die von ihnen bewohnten Pflanzenteile hat eindringen sehen. Sie halten sich nur auf ihrer Oberfläche auf und müßten also schon ganz besondere Mittel anwenden, wenn sie trotzdem von den Pflanzenstoffen leben wollten. Immerhin steht bisher, wie Frank (l. c. p. 573) hervorhebt, der strenge Beweis des Gegenteils noch aus. Ein solcher ist um so weniger überflüssig, als Frank selbst auf Grund seiner Beobachtungen über die allgemeine Verbreitung des Rußtaues und seine Stabilität auf der Tanne z. B., mit welcher er, alljährlich auf die jungen Zweige übergreifend, fortwachsen kann, der Ansicht derer zuneigt, welche ihn als Parasiten ansprechen. Auch nach Kühn (l. c. p. 140) zeigt eine genauere Betrachtung der Rußtaupilze, daß sie auch da vorkommen, wo die Entstehung von Honigtau ihnen nicht voranging, und daß andererseits auf sehr vielen Pflanzen Honigtau zu bemerken ist, ohne daß eine Bildung von Rußtau eintritt.

Meine eigenen Erfahrungen über den Gegenstand sind folgende: Die Verteilung des Rußtaus auf Blättern der Eichen, Linden und Ahornbäume zeigt aufs deutlichste, daß er in Flüssigkeitstropfen gewachsen ist und sich um keines Haares Breite über die Tropfen hinaus erstreckt hat. Die Umrisse der Rasen sind genau die auf die Blätter gefallener Tropfen. Sie sitzen in allen zufälligen Vertiefungen, in welchen der Honigtau oder seine Lösung in Regenwasser sich ansammeln mußte, sie folgen den Nerven, in deren eingesenkten Bahnen die Nässe sich länger zu halten pflegt als auf der übrigen Blattfläche, sie fehlen endlich gänzlich auf Blattpartien, welche wegen einer Bedeckung durch darüber liegende Blätter oder durch Einrollung frei von Honigtau geblieben sind. Dasselbe lehrt die Musterung der unter einem Honigtau spendenden Baume befindlichen Vegetation. Die verschiedensten Pflanzen sind hier mit Rußtau bedeckt, wenn sie nur nicht zu sehr dem Abge-

waschen werden durch Tau oder Regen ausgesetzt waren. Auch auf Bänken mit Ölanstrich kann Rußtau unter Honigtaubäumen auftreten, und ich erhielt eine grauschwarze Pilzvegetation auch auf einem Papierstück, welches ich zum Auffangen des Honigtaus in einem Haselstrauch angebracht hatte.

In keinem Falle fand ich Rußtau ohne Blattläuse oder wenigstens die zurückgelassenen Häute derselben oder die auffallenden, durch die Schlupfwespen hervorgebrachten Blattlausmumien. Die Beobachtung KÜHN's, daß der Honigtau nicht immer von Rußtau gefolgt sei, kann ich bestätigen. Prunus Padus leidet bekanntlich sehr unter Aphis Padi, welche reichlich Flüssigkeit absondert, und doch fand ich im Herbst gerade diese Bäume frei von Rußtau. Wenn aller Honigtau gleich zusammengesetzt wäre, würde dieses Vorkommnis allerdings gegen die Annahme, daß derselbe eine ausreichende Nahrung für die allverbreiteten Rußtaupilze sei, verwertet werden können. Man könnte sagen, es erkläre sich daraus, daß die Prunus-Blätter selbst das Wachstum der Pilze nicht zu unterhalten vermöchten. Die wahre Sachlage ist aber die, daß der „Honigtau" von Aphis Padi ihnen keinen geeigneten Nährboden bietet. Er gehört wahrscheinlich zu denen, die leicht zu trockenen, weißen Massen erstarren, die kaum einen süßen Geschmack besitzen und auch von Ameisen nicht aufgesucht werden. Diese Eigenschaften besitzen die Absonderungen von Aphis Evonymi, und ich erinnere mich auch nicht, auf Evonymus Ameisen an den Blattlauskolonien oder später Rußtau bemerkt zu haben. Die chemische Ursache des verschiedenen Verhaltens der Exkremente verschiedener Aphiden ist nicht bekannt. Wahrscheinlich fehlen denen der letztgenannten Arten die zum Gedeihen der Pilze notwendigen Kohlehydrate.

Im Einklang mit den mitgeteilten Beobachtungen steht endlich das Resultat einiger Versuche, welche ich mit den Pilzen anstellte. Auf die Oberseite mehrerer Lindenblätter wurden einerseits vom Hauptnerven Tropfen reinen Wassers, andererseits Tropfen einer Lösung von Honigtau der Camellia-Schildläuse gebracht und in jeden Spuren von Linden-Rußtau ausgesät. Nach etwa 8 Tagen hatten sich in den Honigtautropfen Rasen von Rußtau entwickelt, welche genau ihren Umriß innehielten, während es in dem Wasser zu keiner Rußtaubildung gekommen war. Hieraus geht klar hervor, daß die Blätter selbst Material für das Wachstum der Pilze nicht liefern, daß dieselben vielmehr auf den Honigtau mit Notwendigkeit angewiesen sind. Sie und eine An-

zahl von Sproßpilzen stellen die „Coprophilen“ der Blattlausexkremente dar. Ihre Anpassung an Lebensbedingungen, die von denen anderer Pilze weit abweichen, sichert ihnen auf diesem Nährboden die Herrschaft. Wie schon Zopf hervorhebt, heften die gallertigen Außenschichten ihrer Membranen sie an den Blättern fest und erleichtern ihnen zugleich das Ausdauern in den trocknenden Winden, welche die Blätter hin- und herbewegen, und die dunkle Farbe ihrer Zellwände erinnert an die gleiche Färbung anderer Kryptogamen, namentlich Flechten, welche auf sehr sonnigen Standorten wachsen, so daß man versucht ist, sie als Schutz gegen das intensive Licht anzusehen, welches, wie noch neuerdings Elfving (Studien üb. d. Einwirkung des Lichtes auf die Pilze, Helsingfors 1890) in Ergänzung von Pringsheim (Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion. Jahrb. f. w. Bot. 12) gezeigt hat, auf Pilze eine schädigende Wirkung ausüben kann.

Muß demnach angenommen werden, daß die Rußtaupilze als Parasiten die befallenen Pflanzen nicht schädigen, so können sie denselben doch auf andre Weise lästig werden. Die Gefahr, daß sie durch Verstopfung der Spaltöffnungen den Gasaustausch zwischen dem Inneren der Pflanze und der Atmosphäre verhindern, ist freilich dadurch beschränkt, daß sie für gewöhnlich auf der Blattoberseite wachsen, während die Mehrzahl der Spaltöffnungen sich auf der Blattunterseite befindet. Leicht nachweisbar aber ist die Hemmung, welche der Assimilationsprozeß durch die oft ziemlich dicke Rußtauschicht erfährt. Entzieht man am Abend eines sonnigen Tages partiell mit Rußtau bedeckten Lindenblättern das Chlorophyll mit Alkohol und unterwirft sie dann der Jodprobe, so erhält man nach dem Abwaschen, welches den Rußtau leicht entfernt, ein negatives Bild ihres früheren Aussehens. Die mit Rußtau bedeckt gewesenen Stellen erscheinen gelblich, während die anderen eine mehr oder weniger intensive Blaufärbung aufweisen. Der Farbenunterschied läßt direkt erkennen, wie groß die Herabsetzung der Assimilationsthätigkeit gewesen ist, welche der Rußtau durch das Abhalten der Sonnenstrahlen von den grünen Zellen bewirkt hat.

c) Parasitische Pilze.

Gefährlichere Liebhaber des Honigtaus als die epiphyten Rußtau-Arten sind solche Pilze, welche als echte Parasiten zu leben vermögen. Unter ihnen ist vor allem Botrytis cinerea zu nen-

nen, deren Gonidienträger jedem Gärtner wohlbekannt sind. Der Pilz veranlaßt in Gewächshäusern bei den verschiedensten Pflanzen das Absterben von Blättern und Blütenständen. Die toten Teile erscheinen mit weißgrauen Fäden überzogen, von welchen bei Erschütterungen die Gonidien als äußerst feiner Staub sich loslösen.

DE BARY hat in seiner Arbeit über einige Sclerotinien und Sclerotienkrankheiten (Bot. Ztg., 1886) gezeigt, daß manche parasitische Pilze die Fähigkeit, in lebendes Pflanzengewebe einzudringen, erst dadurch erlangen, daß ihre Fäden eine Zeitlang auf totem organischem Materiale gelebt und hier eine gewisse Stärke erlangt haben. Ihre Angriffskraft beruht darauf, daß sie Substanzen bilden, welche die Zellwände durchsetzen und die Zellinhalte töten. Jene Substanzen müssen aber, um genügend zu wirken, in einer gewissen Menge erzeugt werden, und dies geschieht eben erst, wenn die Mycelien etwas herangewachsen sind. Von diesem Zeitpunkt ab werden die Pilze aus Saprophyten zu Parasiten und vermögen nun auf Kosten der Stoffe, welche die von ihnen selbst getöteten Zellen liefern, ihre verderblichen Wirkungen immer weiter auf bisher gesunde Gewebe auszubreiten.

Botrytis cinerea gehört nach den von E. KISSLING unter der Leitung E. FISCHER's in Bern ausgeführten Untersuchungen (Zur Biologie der Botrytis cinerea, Inaugural-Dissertation, Dresden 1889) zu diesen Pilzen, welche erst durch saprophytische Ernährung infektionstüchtig werden. Die interessante, von KISSLING erwähnte Thatsache, daß ihr Angriff auf Blütenstände in den Narben und Antheren beginnt, erklärt sich daraus, daß sie hier in den Desorganisationsprodukten der Tapetenzellen, dort in der Narbenfeuchtigkeit und den intercellularen Substanzen im Griffel, von welchen die Pollenschläuche sich ernähren, die Mittel zum Erstarken und Erwerben der parasitischen Angriffskraft vorfinden, und auf den Blättern dürfen wir in dieser Richtung dem Honigtau die erste Rolle zuschreiben.

Nach KISSLING's Beobachtungen wurden Kressepflänzchen unter gewöhnlichen Verhältnissen in einer von Botrytis-Sporen erfüllten Umgebung nicht infiziert, während Infektion erfolgte, nachdem sie mit Weinbeerensaft besprengt worden waren. Außerdem wurde direkt beobachtet, daß die in reinem Wasser von den Sporen getriebenen Keimschläuche nicht im Stande sind, die Blätter zu beschädigen, während sie, in Nährlösungen erwachsen, eindringen und ein Absterben der Zellen veranlassen, welches in saftreichen Pflanzen und feuchter Atmosphäre fortschreitende Fäulnisprozesse,

sonst auch Eintrocknen der befallenen Blattteile herbeiführt. Da nun der Honigtau im allgemeinen eine ausgezeichnete Nährlösung für Pilze bildet, so kann nach Obigem jedes Tröpfchen desselben zum Herde einer gefährlichen Erkrankung werden, so daß das Auftreten der Botrytis in Gewächshäusern in hohem Grade von der Menge des vorhandenen Honigtaus abhängig ist. Wenn im Freien dieser Zusammenhang seltener zur Beobachtung kommt, so rührt das von dem Mangel an übermäßiger Feuchtigkeit her, infolgedessen die zarten Hyphen der Botrytis welken und der Honigtau eintrocknet oder doch sich zu sehr konzentriert, um noch gute Nahrung für Pilze sein zu können. Daß er übrigens auch hier existiert, zeigt eine Mitteilung in KÜHN's Krankheiten der Kulturgewächse (p. 135), wonach unter Prunus domestica und Reineclaude gezogene Maulbeerpflanzen unter dem von ersteren herabfallenden Honigtau sehr litten. „Im Umkreise der Bäume", sagt KÜHN, „genau dem Umfange der Krone angemessen, fand sich ein Kreis kranker Pflanzen, der gegen den Stamm sich verlor. Wäre es gleichmäßig ein Fleck gewesen, so hätte ich es dem Schatten des Baumes zugeschrieben, so aber war es ein Ring. In diesem Ringe entwickelte sich stets zuerst an den Pflanzen die Septoria mori", der Pilz, welcher die Fleckenkrankheit der Maulbeerblätter veranlaßt. Wir dürfen vermuten, daß hier die Septoria sich ähnlich verhalten habe wie Botrytis cinerea. Der Honigtau hat sie in Stand gesetzt, die Pflänzchen zu befallen, sei es nun, daß er sie, wie jene, erst zum Parasiten machte oder ihr nur bessere Keimungsbedingungen darbot als Regen- oder Tautropfen, deren Auftreten gewiß nicht nur auf jenen Ring von Pflanzen beschränkt war. Auf alle Fälle empfiehlt es sich, beim Anlegen von Pflanzungen den Zusammenhang zwischen Honigtau und Parasiten in Rechnung zu ziehen und bei der Auswahl der Schattenspender auf deren Verhältnis zu den Blattläusen Gewicht zu legen.

3. Nutzen des Honigtaus.

Nachdem wir den Schaden besprochen, welchen die Blattläuse eventuell den Pflanzen zufügen, muß die Frage aufgeworfen werden, ob sie nicht andrerseits ihnen vielleicht auch nützlich sein können. Natürlich kommt in dieser Beziehung ihre Ernährungsthätigkeit nicht in Betracht. Eine Abzapfung normal im Stoff-

wechsel zu verwendender Säfte ist für den Organismus stets eine Schädigung, wenn sie nicht etwa zu Heilzwecken geschieht. Wohl aber könnte der Honigtau der Pflanze von Vorteil sein. Die Abscheidung von Honig durch die Pflanze selbst zum Besten der Pflanze ist eine so verbreitete Erscheinung, daß diese Möglichkeit ernstlich in Erwägung gezogen werden muß.

Die normale Honigsekretion, welche hier in Betracht kommt, ist die der sogenannten extrafloralen Nektarien. Bei Vicia sepium z. B., welche Pflanze auf der Unterseite der Nebenblätter extraflorale Nektarien führt, kann man sich leicht überzeugen, daß der in ihnen abgesonderte Saft Ameisen herbeilockt, die sich an ihm sättigen und an der Pflanze auf und ab laufen. Es steht zweifellos fest, daß Ameisenbesuch einer Pflanze nützen kann. Belege dafür bieten die in auffallender Weise an die Ameisen angepaßten tropischen Gewächse, welche vor kurzem durch Schimper (Wechselbez. zw. Pflanzen u. Ameisen etc. Jena 1888) eine zusammenfassende Bearbeitung erfahren haben, und bei uns besonders von Forstmännern festgestellte Fälle, aus welchen erhellt, daß Ameisen in hervorragendem Maße an der Vertilgung schädlicher Insektenlarven sich beteiligen können. In dem abgelaufenen Jahre wieder wurde aus den von der Nonne verwüsteten Gegenden berichtet, daß Bäume, an deren Fuß sich Ameisenhaufen befanden, von den Raupen verschont geblieben seien. Ferner liegt eine wertvolle experimentelle Untersuchung von Wettstein vor, welche zeigt, daß der durch die Nektarien der Knospenschuppen verschiedener Kompositen veranlaßte Ameisenbesuch diesen Pflanzen als Schutz gegen bestimmte, in der Arbeit namhaft gemachte Schädlinge wesentliche Vorteile bietet (Sitzber. d. Wiener Akademie, 12. Juli 1888).

Mit Rücksicht auf diese Thatsachen ist dem Honigtau eine der den extrafloralen Nektarien ähnliche Leistung für die Pflanze zugesprochen worden, und Lundström (Pflanzenbiologische Studien. II. Anpassungen der Pflanzen an Tiere, N. a. reg. soc. scient., Upsal. sér. III, vol. 13, fasc. 2, Upsala 1887; vgl. Bot. Jahresber. 1887 [I, 2, p. 441]) ist sogar so weit gegangen, die Blattläuse als wandelnde Nektarien zu bezeichnen. Daß durch den Honigtau Ameisen angelockt werden, ist sicher; ebenso läßt sich leicht beobachten, daß diese Ameisen von Honigtaubäumen Raupen herunterschleppen. Sie lassen sich also durch den reichlichen Honiggenuß wenigstens nicht davon abhalten, die Schädlinge anzugreifen. Es ist indessen äußerst schwer, über das Verhältnis dieses Nutzens zu dem durch

das Saugen der Läuse und die dem Honigtau folgenden Schädlichkeiten, namentlich den Rußthau, den betreffenden Bäumen zugefügten Schaden sich ein wohl begründetes Urteil zu verschaffen.

Eine hier verwendbare Angabe macht Boussingault (l. c.) Bei dem von ihm beobachteten Honigtau-Vorkommen von Liebfrauenberg kamen nach seinen Berechnungen auf 1 Quadratmeter Blattfläche 22,34 Gramm, also auf die ganze Linde, ihre halbe Blattfläche — die „halbe", da der Honigtau sich nur auf der Oberseite der Blätter befindet — zu 120 Quadratmetern gerechnet, zwischen 2 und 3 kg trockenen Honigtaus. Die Zusammensetzung des letzteren ergiebt sich aus folgendem, von ihm mitgeteilten Analysenresultate:

Rohrzucker	48,56 %
Invertzucker	28,59 „
Dextrin	22,55 „
	99,70 „

Untersuchen wir, wie groß ungefähr die Zahl der Blätter ist, welche die Pflanze mit den ihr im vorliegenden Falle durch die Blattläuse entzogenen Kohlehydraten hätte bilden können.

5 Blätter von Tilia grandifolia wogen 5 Gramm. Eines derselben hatte im Durchschnitt eine Oberfläche von 50 Quadratcentimeter. 1 Quadratmeter würde 200 Blätter umfassen, also einem Blattgewicht von 200 Gramm entsprechen. Die Blattoberseite der Linde Boussingault's betrug 120 Quadratmeter. Sie würde demnach $120 \cdot 200 = 24000$ Blätter getragen haben, die nach obigem ebensoviel Gramm, also 24 kg wiegen würden. Die Menge der in einer solchen Blattmasse enthaltenen Kohlehydrate, dargestellt durch die Zellwände, Stärke, gelösten Zucker und Schleim, beträgt vielleicht die Hälfte ihres Gewichtes, da Wasser, Protoplasma, Säuren und mineralische Substanzen in Abzug gebracht werden müssen. Die Boussingault'sche Honigtaumenge von 3—4 kg war an einem bestimmten Tage inmitten der Zeit der reichlichsten Honigtaubildung vorhanden, und wir greifen gewiß nicht zu hoch, wenn wir die vorher schon vom Baume herabgetropften und die in den nächsten Wochen noch entstandenen Mengen auf ein weiteres Kilogramm veranschlagen. Unter dieser Voraussetzung aber haben die Blattläuse dem Baume eine Kohlehydratmenge entzogen, welche zur Bildung von mindestens 4000 Blättern ausgereicht hätte. Leider fehlen mir präzise Angaben darüber, einen wie großen Bruchteil der Blätter ein blattlausfreier

Baum unter normalen Verhältnissen durch Raupenfraß verliert. Ich glaube aber, daß der Verlust eines vollen Sechstels der ganzen Blattmasse ein zu hoher Preis für den Ameisenschutz gewesen sein würde. Bisher habe ich indessen überhaupt keinen Unterschied bezüglich des Raupenschadens zwischen honigtaufreien und honigtautragenden Bäumen bemerken können. Speziell Linden und Ahorn in den Weimarer und Jenaer Anlagen waren Ende September gleichstark abgefressen, mochten sie nun von Rußtau, der auf vorhergegangenen Honigtau deutet, schwarz sein oder nicht. Auch für Sträucher und Kräuter ist der Nutzen des Honigtaus ein sehr problematischer. Die Ansiedelung der Blattläuse dicht unter den Blütenständen ist durchaus nicht immer ungefährlich.

Im großen und ganzen läßt sich sagen, daß bei geringer Anzahl die Blattläuse durch Anlockung der Ameisen einen gelegentlichen Vorteil bringen können, bei stärkerer Vermehrung aber entschieden mehr schaden. Das in unseren Gegenden jedenfalls nur sporadische Zusammentreffen der Bedingungen, unter welchen die ersterwähnte Eventualität eintritt, erschwert es, an eine gegenseitige Anpassung unserer Pflanzen und Pflanzenläuse in der Art zu denken, daß etwa jene einen Teil ihrer Säfte opferten, um den Schutz der durch die Blattlausausscheidungen anzulockenden Ameisen zu genießen. Anders mag es sich in den Tropen verhalten, wo, was bereits Schimper mit Bezug auf die extrafloralen Nektarien hervorhob, die größere Bedeutung der Ameisen auch ein mutualistisches Verhältnis zwischen Pflanzen und Pflanzenläusen wertvoller für erstere machen würde. Bei verschiedenen Pflanzen, Kibara formicarum, K. hospitans und Cordia-Arten, kennt man bereits Hohlräume, welche gleichzeitig von Ameisen und Cocciden bewohnt werden (O. Beccari, Malesia I u. II, fasc. IV, Genova 1886, p. 213—284, nach Bot. Jahresbericht), so daß hier der Gedanke an eine dreigliederige Symbiose in der That nahegelegt erscheint.

Einzelne Versuche, Pflanzen mit Hilfe von Bestreichen mit Honig durch Ameisen besiedeln zu lassen (Kronfeld, Ber. d. d. bot. Ges. 1889, p. 45), haben zu keinem bemerkenswerten Resultate geführt.

Anhangsweise seien an dieser Stelle die vorhandenen Analysen des Honigtaus zusammengestellt.

1. Die älteste dürfte die in Goethe's Aufsätzen „Zur Morpho-

logie“ mitgeteilte von Döbereiner sein (l. c. I, p. 299, Cotta 1817). Döbereiner's Mitteilung bezieht sich auf Honigtau von der Reineclaude, der eine schmutzig gelb-grüne wässerige Lösung gab. Sein Resultat ist folgendes:

1) nicht krystallisierbarer gärungsfähiger Zucker,
2) Mucus (tierischer Schleim),
3) eine Spur Albumen und
4) eine Spur eigentümlicher Säure.

„Ob in ihm auch Mannastoff enthalten, möge das Endresultat der Gährung, welcher ein Teil des Honigtaus unterworfen worden, ausweisen. Manna ist nämlich nicht gärungsfähig.“

2. Am umfassendsten sind die in seinen Beiträgen zur Physiologie der Pflanzen niedergelegten Untersuchungen von Unger (Ber. d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien. Math.-nat. Kl., 1857, 25, p. 449).

Versuchspflanzen	Einsammlungszeit	Zahl der Blätter od. Blättchen	Ges. Blattfläche in qcm	In Wasser lösliche Substanz eingetrocknet
Carpinus betulus	16. VI. 1856	130	424	1,434
Quercus pedunculata	16. VI. 1856	179	499	0,892
Juglans regia	18. VI. 1856	56	626	2,435
Juglans regia	26. VI. 1856	33	325	0,529

Die in Wasser lösliche Substanz enthielt eingetrocknet in Gramm:

	Traubenz.	Gummi	Unlösliche Substanzen	Mannit, Salze etc.
Carpinus betul.	0,263	0,116	—	—
Quercus pedunc.	0,391		—	—
Juglans regia	0,580	0,393	—	—
Juglans regia	0,135	0,105	0,004	0,285

Dies in % berechnet:

	Traubenz.	Gummi	Unlösliche Substanzen	Mannit, Salze etc.
Carpinus betul.	25,313	8,59	—	—
Quercus pedunc.	43,8		—	—
Juglans regia	23,82	16,14	—	—
Juglans regia	25,52	19,85	0,75	53,88

3) Boussingault (Sur une matière sucrée apparue sur les feuilles d'un tilleul. Compt. rend. t. 74, 1872, p. 87): Les dissolutions que l'on traita par le sous-acétate de plomb, pour en diminuer l'albumine, le mucilage etc. donnèrent un sirop dans lequel il se forma des cristaux de sucre .... En se limitant a

considérer les substances agissant sur la lumière polarisée en a pour la miellée:

	Rec. le 22. Juillet	Rec. le 1. Août	Manna vom Sinai nach Berthelot (Annal. de chim. et de phys. 3. ser. t. LXVII. p. 87)
Sucre de canne	48,86	55,44	55
Sucre interverti	28,59	24,75	25
Dextrine	22,55	19,81	20

Boussingault macht darauf aufmerksam, daß das Manna, welches von den Tamarisken des Wadi Schech am Sinai gesammelt wird, ungefähr dieselbe Zusammensetzung habe, wie der Honigtau der Linden im Elsaß. Nach Ehrenberg fließt es auf den Stich einer Schildlaus aus den Zweigen der Sträucher aus. Bezüglich dieser und anderer Mannasorten, deren Studium mir die Güte des Herrn Professor Hanstein in Weimar ermöglichte, habe ich indes Grund zu der Vermutung, daß sie wenigstens nicht alle Ausscheidungen der Pflanzen sind, sondern dieselbe Entstehung wie unser Honigtau besitzen. Ein Teil derselben, so das Manna von Brinçon, an jungen Trieben von Pinus Larix L., und das Ter-engebin von Alhagi Maurorum DC. werden oder wurden als Abführmittel verwandt. Mitteilungen über Vorkommen und Zusammensetzung eines Teiles dieser Stoffe geben Hanstein, dem wir die Kenntnis einer großen Zahl derselben erst verdanken (Archiv für Pharmacie, 192 [1870] p. 244—251, und Ludwig (ib. 193 [1870] p. 32—52). Eine ausführliche Zusammenstellung aller findet sich in Flückiger, Pharmakognosie des Pflanzenreichs, II. Aufl. 1883. p. 20 und 28.

4. Ich selbst[1], habe im vergangenen Sommer den Honigtau auf einigen Pflanzen gesammelt, indem ich die Blätter mit Wasser abspülte, die entstehende schmutzige Brühe, in welcher neben Ruß kleine schleimige Fetzen umherschwammen, klärte und auf dem Wasserbade eindampfte. Den Mitteilungen, welche Herr Professor Kayser, der die Güte hatte, die Präparate zur chemischen Untersuchung zu übernehmen, mir darüber nach einer vorläufigen Prüfung machte, entnehme ich Folgendes:

Eine Probe, welche aus einem Honigtaugemisch von Pflau-

[1] Eine Mitteilung von Herrn Cohn [illegible] ich nicht mehr nachholen können, [illegible] der Analyse der Manna sei [illegible] welche Substanzen [illegible] ein Produkt [illegible] [illegible] Bull. Botan. [illegible]

nymus europaeus und Sambucus nigra bestand, lieferte mit essigsaurem Phenylhydrazin so wenig und so unreines Osazon, daß die Identifizierung desselben nicht möglich war.

Dagegen lieferten die Syrupe von Acer platanoides, Quercus pyramidalis und Camellia japonica das charakteristische Glucosazon vom Schmelzpunkt 203—205°.

Nur die Menge des Acer-Honigtaus gestattete eine vorläufige quantitative Prüfung.

Die Ausbeute an Glucosazon, die Titration mit FEHLING'scher Lösung und das optische Verhalten vor und nach der Inversion führten übereinstimmend zu dem Resultat, daß der Honigtau von Acer circa 22% Traubenzucker und 30% Rohrzucker enthält.

Die angeführten Daten lehren wenigstens, daß die Blattläuse eine wahre Verschwendung mit Stoffen treiben, welche für andere Tiere, wie für die Pflanze bedeutenden Nährwert besitzen. Wir werden im folgenden Kapitel sehen, daß diese Eigentümlichkeit nicht ohne biologische Bedeutung ist.

Aus BOUSSINGAULT's Mitteilungen geht hervor, daß die Pflanzensäfte im Blattlausdarm wesentliche Umänderungen erfahren. Leider beschränken sich seine diesbezüglichen Angaben auf die folgenden Analysen.

1) Menge der zuckerartigen Substanzen in einem Quadratmeter gesunder Lindenblätter:

	Rohrzucker		Invertz.		Dextrin		
g	3,57	+	0,86	+	0,00	=	4,43 g

2) Im Honigtau einer entsprechenden Blattmenge:

	Rohrzucker		Invertz.		Dextrin		
g	13,92	+	7,23	+	5,62	=	23,77 g

die absoluten Mengen sind natürlich nicht ohne weiteres vergleichbar. Berechnet man Verhältniszahlen, indem man die Menge des Invertzuckers = 1 setzt, so ergiebt sich:

	Rohrzucker :	Invertz. :	Dextrin
Gesunde Blätter	4,15	1	0
Honigtau	1,92	1	0,76

Suchen wir aus diesem Resultat unter aller Verwahrung, welche durch die geringe Anzahl der Versuche und mit Rücksicht auf etwaige Einwände der Chemiker geboten ist, einen Schluß zu ziehen, so sehen wir durch die Blattläuse eine Spaltung des Rohrzuckers zu gunsten von Invertzucker ausgeführt, ein Prozeß,

der auch sonst bei der tierischen Verdauung mitwirkt. Statt nun aber, wie man erwarten sollte, weiter verarbeitet zu werden, wird das Produkt nebst Dextrin, über dessen Herkunft bei dem heutigen Stande unserer Kenntnis keine Vermutung gewagt werden kann, dem Stoffwechsel entzogen und als Exkrement ausgeschieden. Der ganze Verdauungsprozeß wäre wohl wert, einer eingehenden Untersuchung unterzogen zu werden, die bei der relativ leichten Zugänglichkeit der Anfangs- und Endsubstanzen durchaus nicht ganz aussichtslos erscheint.

5. G. v. Horváth teilt in der Wiener entomologischen Zeitung (1887, Heft 9, p. 249—254, Die Exkremente der Gallen bewohnenden Aphiden) mit, daß die in den Aphidengallen vorkommenden kleinen perlmutterglänzenden Kügelchen, welche die eingetrockneten Exkremente der Tiere darstellen, aus reinem Kohlehyrat bestehen, in welchem Leo Liebermann ein neues Gummi, „animalisches Dextron", erkennt, das auffallend stark rechts dreht und, wie das Referat im botanischen Jahresbericht, dem ich diese Angaben entnehme, sich ausdrückt, von der Arabinsäure in chemischer und optischer Beziehung verschieden ist.

Kapitel VI.

Die Bedeutung des Honigtaus für die Blattläuse.

Die am Schlusse des vorigen Kapitels gemachten Bemerkungen leiten zu der Frage hin, welchen Nutzen die eigentümliche Zusammensetzung ihrer Exkremente für die Pflanzenläuse habe. Sie muß aufgeworfen werden, wenn wir nicht annehmen wollen, daß hier eine von der sonstigen Sparsamkeit der Natur ganz abweichende Verschwendung nutzbarer Stoffe vorhanden sei.

Von einem Schaden des Honigtaus für seine Produzenten kann nicht wohl die Rede sein. Trotz der festsitzenden Lebensweise der Tiere liegt die Gefahr nicht vor, daß ihr Nährsubstrat und sie selbst unter den Exkrementen begraben werden, da sie einerseits dieselben auf größere Entfernungen von sich spritzen, und andererseits die Ameisen für regelmäßige Abfuhr sorgen.

1. Herkunft des Honigtaus.

Merkwürdigerweise ist, obwohl alle genaueren Beobachter der Blattläuse angeben, daß die Honigtröpfchen deren After entstammen, bis auf den heutigen Tag die Meinung verbreitet, sie würden aus den beiden Rückenröhren hervorgespritzt, welche eine große Anzahl von Blattläusen auf einem der Hinterleibsringe tragen. So heißt es in Brehm's Tierleben (2. Aufl., 1877, 4. 1, Insekten von Taschenberg, p. 586): „Für die artenreichste Gattung Aphis sind auf dem Rücken des sechsten Gliedes seitliche, nach oben gerichtete Anhängsel, die sogenannten Saftröhren (Honigtrompeten) charakteristisch, darum so genannt, weil sie eine süße Flüssigkeit absondern können, und dies z. B. thun, wenn sie von Ameisen beleckt werden, welche nach jenem süßen Ausflusse lüstern sind." In dem 1890 erschienenen Lehrbuche der Zoologie von Boas findet sich p. 269 die Stelle: „Ferner ist bei einem großen Teil der Blattläuse ein Paar Drüsen vorhanden, welche hinten auf dem Hinterleibsrücken mit 2 Öffnungen ausmünden, die entweder jede auf einer Warze oder an der Spitze einer längeren vorstehenden Röhre (Honigröhre) sich befinden. Diese Drüsen sondern einen süßen Saft ab." Der Irrtum verdankt seine Verbreitung wohl hauptsächlich Linné, der an derselben Stelle, wo er den viel citierten Ausspruch thut: „hae (aphides) formicarum vaccae" (Syst. nat., ed. XII, 1766, I. 1, p. 733), auch sagt: „pleraeque duo cornua postica abdominis gerunt, quibus excernunt rorem melleum".

1815 sagt dagegen Kyber (Germar's Magazin I, 2, p. 37), daß er auch bei genauester Betrachtung mit der Lupe niemals bemerkt habe, daß die Blattläuse den Unrat durch die „Saftspitzen" fortspritzten. Zuweilen erblickte er wirkliche Tröpfchen des von ihnen ausgeworfenen Sekrets an der Spitze derselben, allein sie waren entweder ganz zufällig darauf gefallen oder durch einen gewissen Druck entstanden. Kirby und Spence (Einleitung in die Entomologie, Bd. II, 1824) lassen den süßen Saft aus dem After und aus den Röhren kommen. Burmeister (Handbuch der Entomologie, t. II, 1835) sagt: „aus den Röhren quillt oder spritzt Flüssigkeit, die gummiartig eintrocknet, aber nach meiner Wahrnehmung keinen eigentümlichen Geschmack hat. Die Ameisen lecken sie gern." Auch Reaumur und Kaltenbach geben an, daß der Honig nicht aus den Röhren, sondern aus dem After stamme.

Von neueren Beobachtern erwähne ich A. Forel und E. Wit-

LACZIL. GRABER (Insekten, II, 2, p. 600) citiert, wenn ich ihn recht verstehe, aus einem Werke des erstgenannten Forschers die Stelle: „Die zwei Rückenröhren der Blattläuse sondern keinen zuckerhaltigen Saft ab, sondern ein zähes Wachs, das von den Ameisen nie gesucht wird. Übrigens haben die Schildläuse und viele Blattläuse gar keine solchen Röhren und werden doch von den Ameisen aufgesucht. Die Zuckertropfen, welche die Ameisen lecken, sind vielmehr die Exkremente der genannten Kerfchen“ (vgl. HUBER und FOREL's Études myrmécologiques, 1875). WITLACZIL (Arbeiten a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. zool. Stat. in Triest, H. v. CLAUS, B. IV, Wien 1881, p. 16) erklärt ebenfalls die süßen Säfte, welche von den Ameisen aufgeleckt werden, für die aus dem After und nicht aus den Röhren kommenden flüssigen Exkremente der Tiere. Trotzdem läßt er die Röhren „Zucker“ ausscheiden und verfällt somit in den umgekehrten Fehler wie BURMEISTER, welcher das Röhrenexkret als geschmackloses Gummi anspricht, es aber doch für das Anziehungsmittel für die Ameisen hält. Ich selbst habe einerseits bei Aphis Sambuci, Aphis Viburni, Aphis Cardui u. a. das Austreten der Honigtröpfchen aus dem After wiederholt beobachtet, andererseits bei diesen und anderen Arten aus den Röhren eine andere Substanz austreten gesehen, von welcher unten weiter die Rede sein wird. Die Ameisen rühren das Röhrensekret nicht an, wie man sich leicht überzeugen kann, wenn man Blattläuse, welche solches abgesondert haben, in einer von Ameisen besuchten Kolonie beobachtet. Die Ameisen können sich wohl einen Moment dabei aufhalten, fressen es aber nicht, sondern gehen rasch wieder ihren sonstigen Geschäften nach.

2. Schutz der Blattläuse durch die Ameisen.

Wir haben somit den allbekannten Ameisenbesuch als eine Folge der in der ganzen Umgebung einer Blattlauskolonie zerstreuten süßen Exkrementtröpfchen anzusehen und dürfen seine wohlthätigen Wirkungen als einen Nutzen betrachten, welcher den Blattläusen aus dem besonderen Charakter ihrer Exkremente erwächst. Die Ameisen werden ständige Gäste einer einmal aufgefundenen Kolonie, welche fortwährend eifrig auf ihr umherlaufen, hier ein bereits von selbst ausgetretenes Tröpfchen aufsaugend, dort eine Blattlaus mit den Fühlern bestreichend, bis sie, an-

scheinend infolge dieses Reizes, eines von sich giebt. Nach Huber und Forel werden die Tiere durch die Ameisen selbst veranlaßt, ihre Saugthätigkeit zu verdoppeln und mehr Exkremente zu produzieren, als sie ohne deren Gegenwart von sich geben würden (vgl. Forel, Les fourmis de la Suisse, in: Neue Denkschr. d. Schweiz. Ges. f. Naturw., 1874). Die Ameisen bilden für ihre Wirte eine sehr wirksame Schutzwehr gegen einen Teil ihrer zahlreichen Feinde, unter welchen besonders die Larven der Coccinellen (Fig. 30) und verschiedener Zweiflügler hervorstechen. Es ist leicht zu beobachten, mit welcher Wut sich die Ameisen auf derartige Tiere stürzen, wenn man dieselben an eine Blattlauskolonie herankriechen läßt. In wenigen Minuten sind sie von der Pflanze herabgestürzt oder fortgeschleppt. Die Larven scheinen ihre Feinde zu kennen; sobald eine Ameise sie nur berührt, setzen sie sich in Bewegung, um sich abseits der Kolonie hinter ein Blatt zu verkriechen. Namentlich die verhältnismäßig flinken Coccinellen-Larven lassen sich nicht lange zum Abmarsch nötigen. Aus der ihnen von den Ameisen drohenden Gefahr erklärt es sich wohl auch, daß sie gewöhnlich nicht am Orte ihrer Thaten, sondern oft etwas abseits ihre Verdauungzeit zubringen. Zwischen den Ameisen und den trägen Fliegenlarven kommt es oft zu erbitterten Kämpfen. Auf den Biß der ersteren giebt die Larve aus der Mundöffnung einen höchst klebrigen, fadenziehenden Schleim von sich, mit welchem sie unter merkwürdigen Verlängerungen und Windungen ihres Vorderteils die Ameise zu beschmieren sucht. Gelingt ihr dies, so läßt die Ameise von ihr ab, um sich zu reinigen, wodurch sie Zeit zum Abzug gewinnt.

Es haben übrigens nicht alle Aphiden es verstanden, sich den Schutz einer so wertvollen Garde, wie die Ameisen es sind, zu verschaffen. Eine nicht geringe Anzahl von Arten wird von den Ameisen nicht besucht, ohne Zweifel, weil ihre Exkremente keinen süß schmeckenden Zucker enthalten. Unter ihnen befinden sich dieselben Arten, von welchen früher erwähnt wurde, daß sie den Rußtaupilzen keine Nährstoffe liefern, so Aphis Evonymi, Aphis Padi; dann auch Aphis Rosae, Aphis Picridis und andere. Interessant ist, was Kaltenbach (l. c. p. 36) von Aphis Humuli Schrk., der Hopfenblattlaus, angiebt. Er fand sie auf Prunus spinosa stark von Ameisen besucht, während sie, wie ich bestätigen kann, auf dem Hopfen von solchen fast unberücksichtigt bleibt. Die Erklärung für derartige Fälle braucht nicht darin zu liegen, daß ein und dasselbe Tier auf verschiedenen

Pflanzen ganz verschiedene Stoffe produzierte, obgleich dies nicht ausgeschlossen ist; es muß auch danach gefragt werden, wie die Ameisen sich zu den betreffenden Pflanzen verhalten. So sah ich, daß die braune Gartenameise sich auf glatten Rosenzweigen nur schlecht bewegen kann, und möchte diesen Umstand zur Erklärung des mangelnden Ameisenbesuchs bei Aphis Rosae heranziehen, da Rosen Rußtaupilze beherbergen sollen, was ich selbst allerdings nicht gesehen habe. Ob die KALTENBACH'sche Beobachtung, daß Bäume und Sträucher durchschnittlich mehr von Ameisen besucht würden, als die krautartigen Gewächse, sich aufrecht erhalten läßt, ist mir zweifelhaft. Ich fand z. B. gerade besonders viele Ameisen auf Blattlauskolonien an Valeriana officinalis L., Fumaria nobilis, Plantago major, Carduus crispus, einer Pyrethrum-Art, und anderen krautigen Pflanzen.

3. Funktion der sogenannten Honigröhren.

Die nicht von Ameisen besuchten Blattläuse bedürfen in erhöhtem Maße anderer Verteidigungsmittel, und sie besitzen dieselben in den Rückenröhren, welche gerade bei einer Anzahl der hierher gehörigen Arten, z. B. Aphis Rosae und Aphis Picridis, besonders stark entwickelt sind.

Die Ansichten früherer Forscher über die Funktion dieser auffallenden Organe gehen weit auseinander. RÉAUMUR war geneigt, sie als Organe der Harnausscheidung anzusehen. Da er die ganz richtige Beobachtung gemacht hatte, daß die aus ihnen unter ihm unbekannten Bedingungen austretende, meist gelblich oder rötlich-braun gefärbte Flüssigkeit konsistenter sei als der aus dem After kommende Honig, meinte er, dieser entspräche wohl dem Urin, jene den festen Exkrementen anderer Tiere. BONNET (Traité d'insectologie etc., Paris 1745), KYBER (l. c.) und KALTENBACH bringen die Röhren in Beziehung zur Atmung, und KYBER spricht außerdem die Vermutung aus, daß es gewisse Hebel sein könnten, mit denen sie sich bei Entledigung des Auswurfs mit dem Hinterteil des Körpers leicht in die Höhe heben können, „wobei die Hebel in einer sanften Bewegung gegen den Kopf hin sind". Auch mit der eigentümlichen Vermehrungsweise der Aphiden hat man die Röhren in Zusammenhang gesetzt. So viel geht aus allen Angaben wenigstens hervor, daß aus ihnen irgend etwas ausgeschieden

wird. Im übrigen entbehren alle die verschiedenen Deutungen vor allem der notwendigen Grundlage methodischer Beobachtung der Bedingungen, unter welchen die Sekretion der Röhren in der Natur erfolgt. Nur KYBER (l. c. p. 37) sagt, „bei der sanftesten Berührung, die man ihnen (den Aphiden) beibringt oder die von irgend einem Feinde beigebracht wird, entquellen denselben Tröpfchen, die gewöhnlich die Farbe des Tieres selbst haben, während die Ausgänge aus dem After immer wasserhell sind." KYBER hat aber diese Wahrnehmung nicht weiter verwertet, sondern, wie wir oben gesehen haben, sich wie andere auf das Gebiet der Spekulation begeben. Eine anatomische Untersuchung der Röhren und ihres Inhaltes hat WITLACZIL (l. c.) geliefert, ohne aber die Kenntnis ihrer Funktion anders zu fördern als dadurch, daß er ihren Zusammenhang mit dem Atmungsapparat ausschließt. Er fand die „Zuckerröhren" und die unter denselben liegenden Rückenpartien des fünften und auch des folgenden Abdominalsegments in frischem Zustande meist mit großen Zellen angefüllt, welche in sich reichlich in Alkohol löslichen „Blattlauszucker" zur Abscheidung gebracht hatten, so daß ihre zellige Beschaffenheit kaum zu konstatieren war. Das „Zuckerzellgewebe" setzte sich in das Fettzellgewebe unmittelbar fort, steht also in keiner Verbindung mit dem Darmkanal. „Durch Muskelkontraktion wird die Röhre nach vorn aufgerichtet und etwas eingezogen. Der dadurch veranlaßte Druck dürfte einige Zuckerzellen auspressen. Wenigstens findet man oft, nachdem das Tier die Zuckerröhren aufgerichtet hatte, oder wenn man einen geringen Druck auf dieselben ausübt, an der Spitze derselben einige Körnchen Blattlauszucker." Schon die Angabe, daß dieser „Zucker" anfangs ein neben dem Zellkern liegendes Kügelchen bilden und dann zu einer großen, sphärischen, stark lichtbrechenden, gelb, rot, braun etc. gefärbten Masse werden soll, muß Zweifel an der Richtigkeit seiner Benennung hervorrufen, und in der That lassen sich solche durch eine genauere Untersuchung seiner chemischen Natur rechtfertigen. Man kann die Tiere, z. B. Aphis Rosae, in Übereinstimmung mit KYBER's Beobachtung, dazu veranlassen, das Röhrensekret von sich zu geben, indem man sie ganz leise oder, wenn nötig, auch etwas unsanfter berührt, z. B. mit einer Stecknadelspitze, welche man ihnen auf den Kopf oder Rücken drückt. Man sieht dann, wie das Tier die Röhren einzeln oder zusammen nach der Nadelspitze hin bewegt, und wie an der Spitze der einen von ihnen oder beider ein Flüssigkeitströpfchen erscheint, welches

sich in den meisten Fällen an der Nadel abwischt. Die Tröpfchen stellen nicht etwa rein mechanisch durch den Druck des Instruments hervorgepreßten Leibesinhalt dar, wie schon daraus hervorgeht, daß sie auch bei Berührung des Tieres am Kopfe auftreten können. Wir haben in ihnen eine besondere Substanz vor uns, welche von dem Tiere willkürlich ausgestoßen wird. An der Luft erstarren die Tropfen fast augenblicklich zu einer wachsartigen Masse, welche sehr fest an der Nadel haftet. Bei einer schwarzen Aphis, welche in großen Kolonien die jüngeren Stengelteile einer Rubia tinctorum bedeckte, gelang es leicht, eine Anzahl von Nadelspitzen mit dem Sekret betupfen zu lassen und die so gesammelten Proben zu einer chemischen Untersuchung zu verwenden, bei welcher ich mich der freundlichen Beihilfe des Herrn Professor Knorr in Jena zu erfreuen hatte. Die Substanz ließ sich leicht zwischen den Zähnen zerdrücken und besaß gar keinen Geschmack. Unter dem Mikroskop zeigte sich, daß sie im einfachsten Falle den ich bei Aphis Rosae fand, fast ganz aus gelblichen Aggregaten radial um mehrere Mittelpunkte geordneter Krystalle bestand, welchen verschwindende Reste einer Flüssigkeit anzuhängen schienen. Bei gelinder Wärme verwandelte sich die ganze Masse in gelbe, ölartige Tropfen, die, in Wasser und kaltem Alkohol sowie kalter Kalilauge unlöslich, von Alkohol und einer alkoholischen Lösung von Kalihydrat in der Wärme gelöst wurden und aus ersterem beim Abkühlen in eisblumenartigen Krystallen sich ausschieden. Mit Überosmiumsäure trat geringe Bräunung ein. Reduzierender oder in reduzierenden überführbarer Zucker war nicht vorhanden; auch Harnstoff ließ sich in den erhärteten Tropfen nicht nachweisen. Als unwesentliche Beimengung trat eine strukturlose braune oder rötliche Masse auf, die nicht weiter berücksichtigt wurde.

Nach seinem ganzen Verhalten darf das Röhrensekret als „wachsartige Masse“ bezeichnet werden, ein Befund, welcher gut zu den anatomischen Angaben Witlaczil's paßt und die oben citierte gelegentliche Bemerkung Forel's bestätigt. Dieselbe Substanz fand ich bei allen Arten, welche mir Gelegenheit boten, danach zu suchen, nämlich außer bei der Aphis auf Rubia und Aphis Rosae bei A. Picridis. A. Cardui, A. Sambuci, A. Plantaginis, A. Solidaginis und A. Viburni, so daß ich glaube, daß sie allen mit Röhren versehenen Arten zukommt.

Eine Bestätigung meiner Beobachtungen fand ich nachträglich in einer Angabe Buckton's in dessen „Monograph of the British

Aphides“ (I, 1876, p. 22). Buckton nennt die Röhren Nektarien und bildet auf Tafel LXX eine Ameise ab, welche im Begriffe ist, den aus einer der Röhren von Aphis Sambuci hervortretenden glashellen Tropfen zu verzehren. Aus dieser Abbildung und einigen Stellen im Text geht hervor, daß Buckton die Röhren für die Ausführungsgänge des Honigtaus ansieht. Von eignen Beobachtungen wird nur eine als Beleg mitgeteilt. Er sah ein geflügeltes Weibchen von Callipterus Quercus (Aphis Quercus Kltb.) bei leiser Berührung das Abdomen heben und von der Spitze einer der kurzen Röhren einen glänzenden Tropfen abschnellen, welchen er für Honigtau hielt. Ich selbst machte die gleiche Erfahrung bei geflügelten Aphiden, welche sich im Spätherbst noch auf Acer pseudoplatanus aufhielten. Das Sekret bildete eine helle Flüssigkeit, welche an der Luft ein Gewirr von Krystallnadeln ausschied, die in kaltem Wasser, kaltem Alkohol und wässriger Natronlauge sich nicht lösten, in Ather aber löslich waren, bei ziemlich niedriger Temperatur schmolzen und mit Uberosmiumsäure sich bräunten. Es ist demnach wohl in meinem wie in Buckton's Falle mit dem Röhrensekret der ungeflügelten Blattläuse verwandt und hat mit Zucker keine Ahnlichkeit. Buckton's eigene, im selben Bande enthaltene weitere Mitteilungen über die Natur des Röhrensekrets widerlegen am besten seine Abbildung und den von ihm für die Röhren gewählten Namen „Nektarien“. Er findet in dem Körper der Aphiden reichlich verteilt und besonders an der Basis der „Nektarien“ angehäuft ölartige Kugeln, welche, wenn man sie der Luft aussetzt oder mit einer schwachen Lösung von Potasche in Berührung bringt, wie Cystin oder Margarin krystallisieren. Auf Tafel B, Fig. 6 werden die Kugeln im Innern und auf dem Ende der Röhre, und Tafel C, Fig. 2 die genannten Krystallaggregate abgebildet, wonach kein Zweifel sein kann, daß sie mit unserem „Wachs“ identisch sind. Leider hat auch Buckton diese Beobachtungen nicht weiter beachtet, sondern ist bei der alten Fabel vom Zuckergehalt des Röhrensekretes stehen geblieben.

Über die Funktion der Röhren erhielt ich Aufschluß, als ich eine Florfliegenlarve, einen sog. Blattlauslöwen, bei ihrer Thätigkeit in einer Blattlauskolonie beobachtete. Diese blaßgelben, einige Millimeter langen Tiere mit braunen Rückenstreifen (Fig. 28) entschlüpfen den kleinen, langgestielten Eiern, welche man im Sommer auf den Blättern der verschiedensten Pflanzen findet (Fig. 29). Sie sitzen gewöhnlich auf der Unterseite der Blätter und lassen sich

leicht einfangen, trotz ihrer ziemlich großen Behendigkeit. Ihre Nahrung besteht größtenteils aus Blattläusen, die sie mit ihren Saugzangen ergreifen und nicht eher wieder loslassen, als bis nur noch ein zusammengeknittertes Chitinhäufchen von ihnen übrig ist. Um Versuche mit ihnen anzustellen, läßt man sie zweckmäßig eine Nacht über hungern und bringt sie dann auf eine der Beobachtung bequem zugängliche Blattlauskolonie. Bei dem Angriff schlagen sie mit einem plötzlichen Ruck ihre Zangen von unten her in den Körper der Blattlaus und beginnen sofort zu saugen. Wenn das Tier seinen Überfall etwas ungeschickt ausführt, so gelingt es den Blattläusen leicht, ihm ihr sofort austretendes Röhrensekret ins Gesicht und auf die Saugzangen zu schmieren und es dadurch wenigstens zu einem momentanen Zurückschrecken zu bringen. Einmal ergriffene Läuse freilich sah ich niemals wieder losgelassen werden. Das Sekret erstarrt auf der Larve sofort und bildet so einen ihr äußerst lästigen Überzug, welcher sie zwingt, ihre Jagd zu unterbrechen, um sich Zangen und Vorderkopf von ihm zu reinigen. Dies dauert eine geraume Zeit und gelingt oft erst dadurch, daß sie mit den Saugzangen irgend einen dünnen Gegenstand, z. B. einen langen Blattzahn, umfaßt und sich daran abreibt. In einem so hilflosen Zustande wird sie leicht Feinden zum Opfer fallen können, welche sie sonst nicht zu scheuen braucht. Ihre Behendigkeit und die starken, in einem merkwürdig weiten Umkreise mit dem Kopfe bewegbaren Saugzangen machen sie selbst für die Ameisen zu einem beachtenswerten Gegner, der sie im Dunkeln sogar überwältigt. Zweimal sperrte ich eine braune Gartenameise, welche der häufigste Gast meiner Blattlauskolonieen war, mit Blattlauslöwen in eine Schachtel zusammen und fand dann nach einigen Stunden die Ameise ausgesaugt vor. Am Tage freilich habe ich gesehen, wie Ameisen die Larven aus ihrem Bezirk vertrieben. Dennoch ergiebt sich aus obigen Beobachtungen, daß trotz der Schutzgarde für die Blattläuse eine eigene Waffe erwünscht ist, mittelst welcher sie den Gegner zwar nicht töten, aber wenigstens belästigen können.

Noch auffallender ist der Nutzen der Röhren gegenüber den ebenfalls seit lange als Blattlausfeinde bekannten Coccinellen. Die Rosenblattlaus sucht sich bei Annäherung einer solchen zuerst mit Hilfe ihrer langen Beine in Sicherheit zu bringen, deren Berührung ihr die drohende Gefahr verrät, ehe der Feind mit den Kiefern ihren Körper erreichen kann. Manchmal macht sie nur, indem sie die Saugborsten stecken läßt, eine ausweichende Schwenkung. Sie

kann sich aber auch ganz fallen lassen. War mit einem Platzwechsel die Gefahr nicht beseitigt, so setzt sie die Röhren in Bewegung und beschmiert dem Käfer den ganzen Vorderteil. Meist kommt die Ladung freilich weniger in das Gesicht als auf das Rückenschild, unter welches vielleicht gerade mit Rücksicht auf diese Eventualität der Kopf so weit zurückgezogen werden kann.

Nicht wirksam fand ich die Röhren den Schlupfwespen gegenüber, welche ich der langbeinigen, schwarzen Aphis Sonchi zu Leibe gehen sah. Diese Läuse bekam ich Ende Juli an den blühenden Stengeln einer Crepis zu Gesicht. In der nächsten Nachbarschaft ihrer Kolonieen befanden sich die platten, gelblichen Schlupfwespen-Coccons mit den ihnen oft aufsitzenden leeren Blattlauskörpern. Unter eine Glasglocke gebracht, krochen die Schlupfwespen während einiger Tage aus. Ich brachte zu ihnen einige mit der Aphis besetzte Blütenstengel und konnte nun sehr bequem das Verhalten der Tiere beobachten. Bei dem Transport der Läuse ist Vorsicht nötig, weil sie, ebenso wie die ausgewachsenen Exemplare von Aphis Rosae, sich bei ruckweiser Erschütterung fallen lassen.

Die Schlupfwespen wanderten am Glase und den Pflanzenstengeln umher und gingen, sobald sie in die Nähe einer Blattlaus kamen, zum Angriff über, indem sie den Hinterleib zwischen ihren Beinen hindurch nach vorn streckten und ihn dabei so verlängerten, daß er noch ein beträchtliches Stück unter ihrem Kopfe hervorragte. In dieser Stellung (Fig. 31) marschierten sie an ihre Opfer heran und versuchten mit der Hinterleibsspitze deren Abdomen von unten zu erreichen, um ihre Eier abzulegen. Mitunter gelang dies beim ersten Versuch; ich habe aber auch gesehen, wie die Wespe anfänglich vergebliche Vorstöße mit dem Hinterleib machte, indem sie ihr Ziel verfehlte und zu hoch, über den Rücken der Blattlaus hinweg stieß. Öfter wurden bei unvorsichtigem Vorgehen des Tieres die Beine der Blattlaus von dem vorgestreckten Hinterleib früher berührt, als ihr Körper. In diesem Falle setzte sich die Laus sofort in Bewegung, um nur durch eine Schwenkung dem Feinde auszuweichen oder ganz ihren Platz zu wechseln. Trifft der Hinterleib der Wespe die rechte Stelle der Blattlaus, so krümmt sich seine Spitze nach oben und im nächsten Moment ist der Stich ausgeführt. Die Wachsröhren habe ich bei diesen Vorgängen in der Regel nicht in Thätigkeit treten sehen. Einmal erschien an einer derselben ein Tropfen, während eine Schlupfwespe das Tier verfolgte, aber ohne weitere Folgen zu veranlassen. Einen

gewissen Schutz gegen jene Insekten gewähren, wie gezeigt, nur die langen Beine. Die sonderbare Erscheinung, daß die Läuse sich nur mit den vorderen Beinen festhalten und die hinteren samt dem Hinterleib unter zeitweiligen schwingenden Bewegungen in die Höhe heben, ist schon von anderer Seite als Verteidigungsweise den Ichneumonen gegenüber in Anspruch genommen worden. Unter demselben Gesichtspunkt wird die Gepflogenheit mancher Pflanzenläuse, sich in kreisförmigen Gruppen mit nach dem Centrum des Kreises hin gerichteten Köpfen festzusetzen, verständlich. Sie erreichen dadurch, daß anrückende Feinde zuerst mit ihren Hinterbeinen in Berührung kommen, was, wie wir oben sahen, von Vorteil für sie ist.

Zur Anstellung vergleichender Versuche zu näherer Feststellung des Wertes der in Rede stehenden Verteidigungseinrichtungen kam ich nicht. Es würde auch schwer sein, solche in geeigneter Weise ins Werk zu setzen. Die Röhren sind, wie alle Schutzmittel, darauf berechnet, das Tier in seiner natürlichen Umgebung zu sichern. Namentlich bei koloniebildenden Läusen können die Röhren, wenn man einzelne Individuen aus der Gesellschaft herausnimmt, bei diesen einen Teil ihrer Bedeutung einbüßen, da solche nicht, wie die Glieder der Kolonie, den Vorteil genießen, ihren Gegnern nur in bestimmten Richtungen, besonders von oben her, zugänglich zu sein.

Der Umstand, daß trotz der Röhren gefangene Aphiden schließlich den Coccinellen und Blattlauslöwen doch zum Opfer fallen, darf daher nicht als Argument gegen unsere Ansicht angeführt werden. Auch die übrigen, als solche längst anerkannten Schutzexkrete der Insekten, wie übelriechende oder -schmeckende, ätzende und schleimige Substanzen, entziehen ihre Inhaber ebensowenig vollständig den Angriffen ihrer Feinde wie das originelle Wachs der Aphiden. Es sind eben, wie schon angedeutet, mehr Belästigungs- als Vertilgungswaffen.

Eine Wirkung der Röhrenthätigkeit kommt übrigens bei den Blattläusen noch besonders in Betracht. Sie in erster Linie veranlaßt die Coccinellen, die erwachsenen Exemplare von Aphis Rosae und wohl auch anderer Arten, welche vor allem für die Vermehrung der Kolonieen sorgen, zu schonen und sich mehr den jüngeren Individuen zuzuwenden. So nötigt sie denselben die Festhaltung des Prinzips der Schonung trächtigen Wildes auf, welches auch in unseren Jagdgesetzen zum Ausdruck kommt.

Erläuterungen zu den Abbildungen.

Die meisten Figuren sind nach Zeiss D und der Wasserimmersion J gezeichnet, einige, wie 1, 2, 3, 4, 6, 18 unter Zuhilfenahme der Wasserimmersion L und der Ölimmersion 2,0 mm, 1,40 n. A. Das Lumen des Borstenbündels aufser in Figg. 1, 2, 3, 4 und 18 schematisch, da die übrigen Zeichnungen nur seinen Verlauf darstellen sollen.

Tafel XV.

Fig. 1. Querschnitt des Borstenbündels von Lachnus Pinicola(?).

Fig. 2. Querschnitt des Borstenbündels von Aphis Avenae.

Fig. 3. Details der Maxillarborsten von Lachnus Pinicola(?).

a Endigung einer derselben von der Seite, *b* dieselbe von der Fläche gesehen, *c* weiter nach rückwärts gelegene Partie einer entsprechenden Borste. Die Konturen rechts schliefsen den kleineren Kanal ein; dann folgt der Saugkanal; die mittlere der drei Linien links bedeutet wahrscheinlich eine Erhabenheit, welche in eine Rinne der zugehörigen zweiten Borste einzugreifen bestimmt ist.

Fig. 4. Endigung des Borstenbündels von Aphis Tanaceti in der Pflanze. Die Saugborsten gehen voran und klaffen in der Zelle, während die Mandibularborsten zurückbleiben.

Fig. 5. Dasselbe von Aphis spec. auf Sinapis alba. Die Zartheit der Spitze zeigt, dafs die Mandibularborsten zurückgeblieben sind.

Fig. 6. Dasselbe im Gewebe von Cucurbita Pepo.

Fig. 7. Borstenbündel von Aphis Cardui im Stengel von Carduus crispus.

Fig. 8. Äufserer Teil eines Stichkanals von Aphis Viburni im Blatte von Viburnum Opulus.

Fig. 8a. Verzweigung eines Stichkanals von Aphis Viburni im Weichbast eines Blattnerven derselben Pflanze.

Fig. 9. Vorderteil von Aphis Papaveris in Saugstellung an einem Stengelquerschnitt von Papaver collinum. Bei *a* ein leerer Stichkanal (Probestich). Der andere Stichkanal im Weichbast verzweigt.

Fig. 10 u. 11. Querschnitte von Stichkanälen in der Zwischensubstanz des Stengelsklerenchyms von Papaver collinum.

Fig. 12. Teil eines ebensolchen Stichkanals in Längsansicht.

Fig. 13. Stichkanal im Parenchym von Opuntia chimochyla, mit darin steckendem Borstenbündel.

Fig. 14. Stichkanal von Coccus Cacti mit Verzweigungen. Die Querstriche durch die Zweige deuten Zellwände an.

Fig. 15. Stichkanal im Rindenparenchym einer Wurzel von Lampsana communis: die Querstriche deuten Zellwände an.

Fig. 16. Dasselbe bei Sonchus oleraceus.

Tafel XVI.

Fig. 17. Stichkanal in der Rinde von Picea alba (Lachnus Pinicola(?).

Fig. 18 [1]). Querschnitt des Borstenbündels desselben Tieres in einer Rindenzelle, zur Demonstration der Dicke der Scheide.

Fig. 19 u. 20. Stichkanäle im Blatte von Tulipa viridiflora.

Fig. 21. Teil eines Stichkanals aus dem Stengel von Sambucus nigra.

Fig. 22. Verzweigung eines Stichkanals im Bast des Stengels von Papaver collinum.

Fig. 23. Stichkanal in einem Blattnerven von Papaver somniferum. Zeigt die Umgebung der Milchröhren.

Fig. 24. Stichkanal im Blatte von Pteris allosora.

Fig. 25. Stichkanal im Blatte von Raphidophora spec.

Fig. 26. Stichkanal im Blatte von Gymnadenia conopea.

Fig. 27. Stichkanal im Blatte von Cattleya crispa.

Fig. 28. Larve von Hemerobius spec. (Nach Buckton, Monograph of the British Aphides). Vergrößert.

---

1) Durch ein Versehen sind die Lumina der Mandibelborsten weggefallen.

Fig. 29. Die gestielten Eier desselben. (Nach Buckton l. c.). Vergrößert.

Fig. 30. Coccinellen-Larve. (Nach Buckton l. c.). Vergrößert.

Fig. 31. Schlupfwespe im Begriff, eine Blattlaus anzustechen. Schema, um die Stellung des Hinterleibs zu zeigen. Mit Benutzung von Buckton's Abbildung von Coryna dubia (Pl. LXIV, Fig. 1). Vergrößert.

Uber den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Tiere.

Von

W. Biedermann.

Hierzu Tafel XVII.

Ungeachtet der sehr beträchtlichen Zahl von Arbeiten, welche bis jetzt schon über den feineren Bau der nervösen Centralorgane wirbelloser Tiere vorliegen [1]), sind unsere Kenntnisse hierüber doch keineswegs befriedigende, und man darf wohl sagen, daß die Strukturverhältnisse und der Verlauf der Leitungsbahnen der ungleich höher organisierten Nervencentren der Wirbeltiere weit besser gekannt sind, als es der zweifellos einfachere Bau der Ganglien der meisten Wirbellosen ist. Dies ergiebt sich sehr bald bei einer Durchsicht der betreffenden Litteratur, wobei selbst in Bezug auf wichtige Hauptfragen, wie beispielsweise die Ursprungsverhältnisse und die Endigungsweise der Nervenfasern in den Centren, noch immer zahlreiche Lücken und ungelöste Widersprüche hervortreten. Wer mit der Untersuchungstechnik auf diesem Gebiete nur einigermaßen vertraut ist, weiß, daß der Grund hierfür im wesentlichen in der Schwierigkeit zu suchen ist, die nervösen von den nicht nervösen Bestandteilen des centralen Nervensystemes im mikroskopischen Bilde scharf und sicher zu sondern. Die meisten der üblichen Färbungsmittel wirken sowohl auf das Stützgewebe (Neuroglia) wie auf Nervenfasern und Zellen; es macht sich ein Unterschied höchstens in Bezug auf die Intensität der Färbung bemerk-

---

1) Eine ausführliche Zusammenstellung der betreffenden Litteratur giebt Nansen in seinem Buche „The Structure and Combination of the histological Elements of the central Nervous System“.

geben können; doch bieten die Crustaceen, Würmer und Mollusken mehr als genügenden Ersatz.

In den meisten Fällen, wo man sich bisher des Methylenblau zum Zwecke der Nervenfärbung bediente, wurden ziemlich starke Lösungen in Wasser oder 0,5 % Kochsalzlösung in das Gefäßsystem des betreffenden Tieres oder Organes injiziert und nach einiger Zeit die Untersuchung des frischen Gewebes vorgenommen, wobei unter allen Umständen für genügenden Luftzutritt gesorgt werden muß. Bei größeren Wirbellosen steht der Anwendung dieses Verfahrens nichts im Wege, und ich habe selbst seinerzeit am Flußkrebs auf diese Weise ganz ausgezeichnete Färbungen der Muskelnerven erzielt. Auch der Bauchstrang desselben Tieres färbt sich unter Umständen sehr schön, wenn man 1—2 ccm einer starken Lösung von Methylenblau mittels einer Pravaz'schen Spritze in den Thorax injiziert. Öffnet man nach 2 bis 3 Stunden das Tier und entfernt die Muskeln des Schwanzes, so daß der betreffende Abschnitt der Ganglienkette ganz freiliegt, so zeigen sich unmittelbar nachher in der Regel nur wenige Fasern gefärbt; doch tritt in der feuchten Kammer nach einiger Zeit eine unter Umständen ganz vortreffliche Differenzierung ein, die sich allerdings hauptsächlich auf die der Luft unmittelbar ausgesetzte Dorsalseite der Ganglien beschränkt, während die ventral gelegenen Zellen nur sehr unvollständig gefärbt erscheinen.

Bei kleineren Tieren ist natürlich dieses Verfahren der Injektion entweder nur schwer oder gar nicht anwendbar, und es bleibt dann nichts anderes übrig, als die Farbstofflösung direkt auf das herauspräparierte Nervensystem einwirken zu lassen. Diese Methode erweist sich aber, wie sich zeigte, überhaupt als die bei weitem vorteilhafteste und liefert bei Beachtung der entsprechenden Kautelen vorzügliche Präparate.

Es ist selbstverständlich, daß sich allgemein gültige Regeln hier nicht wohl aufstellen lassen; vielmehr muß für jedes einzelne Objekt die am besten geeignete Art der Färbung jedesmal erst durch Versuche ermittelt werden, wobei noch außerdem zu beachten ist, daß je nach der Stärke der Farbstofflösung und der Dauer der Einwirkung die Präparate oft sehr verschieden ausfallen. Ohne hier auf Einzelnheiten des Verfahrens, welche später zu erwähnen sein werden, einzugehen, will ich nur bemerken, daß stets sehr verdünnte Lösungen benützt wurden, in welchen die Objekte nach Umständen 1—3 Stunden verblieben, um sodann

fixiert zu werden. Bekanntlich zeichnet sich die Methylenblaufärbung durch eine außerordentliche Vergänglichkeit aus, indem schon das Bedecken des frischen Präparates mit einem Deckglas genügt, um dieselbe in kürzester Zeit zum Verschwinden zu bringen. Es würde dieser Umstand die Anwendbarkeit der Methode sehr wesentlich beschränken, wenn es nicht gelungen wäre, ein geeignetes Verfahren der Fixierung zu finden. Hier bewährte sich mir vor allem das pikrinsaure Ammoniak in der Art der Anwendung, wie sie vor kurzem von S. MAYER [1]) beschrieben wurde.

Ich benütze Glyzerin, welches mit dem gleichen Volum einer gesättigten Lösung von pikrinsaurem Ammoniak gemischt und dann noch zur Hälfte mit 0,5 % NaCl-Lösung oder Seewasser verdünnt wird, je nachdem es sich um Süßwasser- oder Seetiere handelt. Hat man sich durch eine vorläufige Untersuchung bei schwacher Vergrößerung von dem Gelingen der Färbung überzeugt, so dürfen die Präparate nicht sofort in die Fixierungsflüssigkeit gebracht werden, da es sonst leicht geschieht, daß die inneren Teile der gefärbten Ganglien infolge des Luftabschlusses verbleichen, ehe die Lösung eingedrungen ist. Das folgende Verfahren erwies sich als das zweckmäßigste. Ein Streifen doppelt zusammengelegten Filtrierpapieres wird, mit der Fixierungsflüssigkeit getränkt auf einen Objektträger gebracht und die gefärbten Präparate vorsichtig darauf ausgebreitet, so daß das pikrinsaure Ammoniak nur allmählich von unten her eindringen kann. Um das Vertrocknen der Oberfläche zu verhüten, bringt man den Objektträger in eine feuchte Kammer. Handelt es sich (wie in den meisten Fällen) um kleine Ganglien, so kann man schon nach kurzer Zeit auch die freie Oberfläche mit der Fixierungsflüssigkeit benetzen, ohne ein Verbleichen befürchten zu müssen. Doch muß auch dann mit dem definitiven Einschließen der Präparate noch mindestens $^1/_2$ Stunde gewartet werden. Ich benütze hierzu die ursprüngliche unverdünnte Mischung aus gleichen Teilen Glyzerin und gesättigter Lösung von pikrinsaurem Ammoniak und besitze Präparate, welche in derselben seit mehr als 7 Monaten ihre ganze ursprüngliche Schönheit bewahrt haben. In Bezug auf die mikroskopische Untersuchung selbst ist zu bemerken, daß stets der ABBE'sche Beleuchtungsapparat bei ganz geöffneter Blendung zu benützen ist, da es, ähnlich wie bei dem Bakteriennach-

1) Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikroskopie, Bd. VI, 1889, p. 422.

weis in Geweben, im wesentlichen auf die Unterscheidung stark gefärbter von schwach oder ungefärbten Teilen ankommt.

1. Hirudo medicinalis.

Ich will der folgenden Darstellung die Beschreibung des Faserverlaufes in einem der Ganglien des Bauchstranges von Hirudo zu Grunde legen, dessen Nervensystem übrigens schon mehrfach Gegenstand eingehender histologischer Untersuchung war, da sich hier die Strukturverhältnisse auch nach meinen Erfahrungen am übersichtlichsten gestalten.

Die Ganglienkette des Blutegels liegt eingeschlossen in das ventrale Blutgefäß, welches auch die aus jedem Ganglion entspringenden Nerven eine Strecke weit umscheidet und durch zahlreiche dunkle Pigmentröhrchen, welche seine Wand durchziehen, ausgezeichnet ist. Dadurch erscheint das ganze Nervensystem nach Eröffnung des Tieres als ein knotiger, schwarzer Strang. Die Verbindung der Ganglienkette mit dem umhüllenden Gefäße ist eine so lockere, daß es ziemlich leicht gelingt, den Ganglienstrang wenigstens streckenweise aus seiner Scheide hervorzuziehen. Man präpariert zu diesem Zwecke zunächst den Bauchstrang mit seiner Hülle frei und bringt ihn mit wenig Flüssigkeit (0,5 % NaCl-Lösung) auf einen Objekträger. Mittels spitzer Zupfnadeln entfernt man hierauf an irgend einer Stelle zwischen je 2 Ganglien die pigmentierte Scheide. Ist dies erst geschehen, so glückt es oft durch vorsichtiges Ziehen, größere Abschnitte des Nervenstranges mit 3 und mehr Ganglien vollkommen unversehrt zu isolieren. Es wollte mir scheinen, als ob dies leichter gelingt, wenn man den Wurm vorher durch Einlegen in sehr verdünnten Alkohol narkotisiert hat.

Die Möglichkeit, den Ganglienstrang aus seiner Scheide zu befreien, ist von größter Bedeutung für die Brauchbarkeit des Objektes, da stärker entwickelte Hüllen das Eindringen der Farbstofflösung außerordentlich erschweren oder auch gänzlich verhindern. Aus diesem Grunde ist es beispielsweise nicht möglich, vom Bauchstrang des Regenwurms, den ich zur Vergleichung gerne herbeigezogen hätte, brauchbare Präparate zu gewinnen.

Die von der Pigmentscheide befreiten Stücke der Ganglienkette werden sofort in ein Uhrschälchen mit sehr verdünnter Lösung von Methylenblau gebracht, in welcher sie etwa 2—3 Stunden verbleiben. Der Farbstoffgehalt soll so gering sein, daß die Lösung im Uhrschälchen auf weißem Grunde hell-himmelblau

erscheint. Schon nach kurzer Zeit treten sowohl in den Längskommissuren und Nervenwurzeln wie auch innerhalb der Ganglien selbst blau gefärbte Achsencylinder deutlich hervor, und man kann sich bei schwacher Vergrößerung von dem Fortschreiten und dem Grad der Färbung jederzeit leicht überzeugen. Die Dauer der Einwirkung richtet sich zum Teil nach dem Ziele, welches man bei dem betreffenden Präparate zu erreichen strebt. Hier gilt im allgemeinen die Regel, daß, wenn es auf stärkeres Hervortreten der Ganglienzellen ankommt, eine längere Einwirkung einer stärkeren Farbstofflösung erforderlich ist, als in dem Falle, wo es sich hauptsächlich nur um das Sichtbarwerden des Verlaufes von Nervenfasern handelt. Es dilt dies übrigens nicht nur für das jetzt zu besprechende Objekt, sondern, wie es scheint, ganz allgemein für die Ganglien wirbelloser Tiere. Es ist bemerkenswert, daß an einem und demselben Präparate die Färbung unmittelbar aufeinanderfolgender Ganglien weder bezüglich der Intensität noch hinsichtlich der Lokalisation eine vollkommene Übereinstimmung zeigt. Zwar sind es, wie die Vergleichung einer größeren Zahl von Präparaten bald lehrt, stets dieselben Teile, welche sich überhaupt leicht färben; aber nicht in jedem Ganglion treten auch immer alle diese gleichzeitig hervor; es ist das vielmehr nur ausnahmsweise der Fall. Oft findet man Strukturverhältnisse, welche an dem einen Präparate kaum angedeutet erscheinen, an einem 2. ganz ebenso behandelten auf das schärfste ausgeprägt, so daß es nur bei Vergleichung einer größeren Zahl von Präparaten möglich wird, einen befriedigenden Einblick zu gewinnen. Man wird aber zugeben müssen, daß dieser Mangel der Methode eigentlich einen wesentlichen Vorzug derselben bildet, da bei der außerordentlichen Kompliziertheit des Faserverlaufes innerhalb der Ganglien eine auch nur einigermaßen genügende Orientierung bei vollständiger Färbung aller nervösen Bestandteile kaum möglich sein würde. Es muß noch besonders hervorgehoben werden, daß die Untersuchung einer auch noch so großen Zahl bestgelungener Präparate noch keineswegs ein vollständiges Bild von der Anordnung und dem Verhalten der nervösen Elementarbestandteile zu liefern vermag, da, wie man bald findet, gewisse Teile (besonders Ganglienzellen) unter allen Umständen ungefärbt bleiben.

Diese Thatsache scheint mir nicht ganz ohne Belang zu sein, da sie auf eine chemische Verschiedenheit morphologisch ähnlicher Teile hinweist. In dieser Beziehung ist auch das Verhalten der symmetrischen Hälften eines und desselben Ganglions sehr

bemerkenswert. Hier gilt fast ausnahmslos die Regel, daß beiderseits dieselben Elemente gefärbt erscheinen; dies macht sich besonders auffallend dann bemerkbar, wenn nur einige wenige Zellen den Farbstoff aufgenommen haben (Taf. XVII, Fig. 1). Es liegt nahe, dieses Verhalten auf gleichartige funktionelle Zustände der betreffenden Teile zu beziehen, und es scheint nicht unmöglich, der Frage auch auf experimentellem Wege näher zu treten.

Die weitere Behandlung der gefärbten Präparate des Bauchstranges von Hirudo erfolgt dann ganz in der oben bereits erwähnten Weise, und es soll nur noch bemerkt werden, daß vor der Fixierung eine längere Einwirkung der Luft erforderlich ist, um die Nervenfärbung möglichst intensiv und vollständig zu machen. Es werden zu diesem Zwecke die bereits teilweise gefärbten Präparate nach 2—3 Stunden aus der Farbstofflösung herausgenommen und auf einem mit derselben nur eben benetzten Objektträger ausgebreitet, den man hierauf noch einige Zeit ($^1/_2$—1 Stunde) in eine feuchte Kammer bringt. Es scheint dieses „Lüften" jedoch nur bei Süßwassertieren zweckmäßig oder sogar erforderlich zu sein, während bei Seetieren nach meinen Erfahrungen stets schon innerhalb der Farbstofflösung die vollständige Differenzierung eintritt.

Bei der folgenden Darstellung kommt es mir, wie ich ausdrücklich bemerken will, nicht sowohl darauf an, eine vollständige Topographie der nervösen Bestandteile der Ganglien zu geben — eine solche wird nur durch Kombination verschiedener Methoden zu gewinnen sein — sondern lediglich auf die Schilderung derjenigen Formelemente, welche durch Methylenblau sichtbar zu machen sind. Ich werde daher auch die zahlreichen Arbeiten anderer Forscher nur insoweit berücksichtigen, als sich unmittelbare Berührungspunkte darbieten.

Wie überhaupt in den Ganglien der Wirbellosen, so sind auch bei Hirudo die beiden Hauptbestandteile, die Nervenzellen und Nervenfasern, derart orientiert, daß die ersteren eine periphere, besonders an der Ventralseite stark entwickelte Schicht bilden, während die letzteren den Innenraum des Ganglions erfüllen und dort vorwiegend jene in ihrer Struktur so schwer zu entwirrenden Anhäufungen bilden, welche seit Leydig in der Regel als „centrale Punktsubstanz" („Centralfasermasse" Hermann) bezeichnet werden. Im Laufe der Zeit sind über diesen Teil der Ganglien sehr verschiedene Ansichten laut geworden, welche von Nansen

in seiner bereits erwähnten Arbeit übersichtlich zusammengestellt wurden.

Abgesehen von dem eben beschriebenen pigmentierten Gefäß, sind die Ganglien sowohl wie die Längskommissuren und Nervenwurzeln von einer bindegewebigen, durchsichtigen Scheide („Neurilemmhülle") umschlossen, unter welcher in jedem Ganglion unmittelbar die Zellen gelegen sind (Taf. XVII, Fig. 1 *k*). Nebst dieser „äußeren Kapsel" unterscheidet HERMANN [1]), auf dessen ausgezeichnete Darstellung ich bezüglich der näheren Details verweisen muß, noch eine für die centrale Punktsubstanz bestimmte, besondere Hülle als „innere Kapsel" (Taf. XVII, Fig. 1 *k*,). Beide stehen an den Abgangsstellen der Nervenwurzeln und Kommissuren miteinander in Zusammenhang und bilden im weiteren Verlaufe deren Neurilemmscheiden (Taf. XVII, Fig. 1 *k'*). Während die äußere linsenförmige Kapsel das ganze aus zwei symmetrischen Hälften bestehende Ganglion umhüllt und nur an der ventralen Fläche membranöse Scheidewände zwischen die dadurch abgesonderten Zellengruppen entsendet, bildet die innere Kapsel 2 länglich-ovale, voneinander gesonderte Räume, welche der intracentralen Fortsetzung der beiden Kommissurstränge entsprechen (Fig. 1 u. 2). Jede Häfte der innern Kapsel entsendet nach vorn und hinten sowie nach der Seite je zwei scheidenartige Fortsätze, welche den eintretenden Kommissuren, sowie den beiden Nervenwurzeln entsprechen.

Diese Verhältnisse, welche schon bei Betrachtung eines frischen Ganglions besonders von der Dorsalseite her wenigstens andeutungsweise hervortreten, sind an jedem gefärbten und aufgehellten Präparate auf das deutlichste zu erkennen (Fig. 1 u. 2). Sämtliche Ganglienzellen liegen in dem zwischen äußerer und innerer Kapsel befindlichen Raume, der ventral und lateral am meisten entwickelt, dorsalwärts allmählich niedriger wird. Das Gewebe der beiden Kapseln bleibt an mit Methylenblau behandelten Präparaten im allgemeinen ungefärbt. Nur bisweilen treten platte, unregelmäßig geformte oder spindlige Zellen mit langen dünnen Ausläufern hervor, die zweifellos als dem Bindegewebe angehörig zu bezeichnen sind.

Was nun zunächst das Verhalten der Kommissuren selbst betrifft, welche je 2 Ganglien in der Längsrichtung miteinander

---

1) Das Centralnervensystem von Hirudo medicinalis. Gekr. Preisschrift. München 1875.

verbinden, so wurde schon erwähnt, daß innerhalb derselben bei Behandlung mit Methylenblau sehr bald gefärbte Nervenfasern hervortreten, an welchen sofort die außerordentliche Verschiedenheit des Kalibers auffällt. Neben äußerst feinen, meist durch Varikositäten ausgezeichneten Fibrillen, die hier und da zu größeren Bündeln vereint sind, bemerkt man breitere, anscheinend strukturlose, hellblau gefärbte Achsencylinder, ohne daß es möglich wäre, eine regelmäßige Verteilung der einen oder anderen Elemente zu erkennen. Gewöhnlich zeichnen sich die schmalen Fasern und Fibrillen durch eine dunklere Färbung vor den breiteren aus.

In jedem der beiden Hauptkommissurstränge fällt ein breites Fibrillenbündel auf, welches nahe dem inneren Rande verläuft und leicht ins Innere des Ganglions verfolgt werden kann (Fig. 1, 3, 6 *l*).

Soll die Färbung der Kommissurenfasern fixiert werden, so muß dies in der Regel zu einer Zeit geschehen, wo die der Ganglien noch nicht vollendet ist, da entsprechend dem geringeren Volum die Nerven der Kommissuren schon wieder zu verbleichen beginnen (infolge des Absterbens?), wenn die der Ganglien erst am schönsten gefärbt erscheinen.

An fixierten Präparaten zeigen die beiden vorhin erwähnten breiten Fasern der Kommissuren meist eine sehr deutliche fibrilläre Struktur und zeichnen sich dadurch vor allen übrigen besonders aus. Wie innerhalb der äußeren Kapsel der Ganglien, so treten auch in deren Fortsetzung, der Neurilemmhülle der Kommissuren, oft gefärbte Elementarteile in Form verästelter Zellen hervor, welche jedech stets leicht von den nervösen Elementen zu unterscheiden sind. Da die Neurilemmhülle nach innen Fortsätze zwischen die Nervenfaserbündel entsendet, so findet man die erwähnten Zellformen oft in der ganzen Dicke der Kommissuren verbreitet. In der Mitte zwischen den letzteren, durch einen deutlichen Zwischenraum von den beiden Hauptsträngen getrennt, erkennt man leicht einen dritten, schmaleren Nervenstrang, den von FAIVRE [1]) zuerst beschriebenen „Mediannerven", welcher innerhalb einer besonderen Scheide eine größere Zahl meist sehr schmaler Fasern enthält, deren Fortsetzung man ins Innere des Ganglions verfolgen kann (Fig. 1, *m*). Die stets unverzweigten Nervenfasern der Kommissuren erscheinen sowohl bei ihrem Eintritt in das Innere des Ganglions wie auch

1) Annal. d. sc. nat., 4, Sér., Zool. VI, 1586.

bei ihrem Austritt am anderen Pole dicht zusammengedrängt, während sie innerhalb des eiförmigen Raumes einer jeden Hälfte der inneren Kapsel auseinanderweichen (Fig. 1, 2). In Übereinstimmung mit HERMANN's Angaben kann man leicht zwei Hauptzüge von Längsfasern unterscheiden, von denen der eine an der Dorsalseite jeder Ganglienhälfte längs der Innenwand der entsprechenden Abteilung der inneren Kapsel verläuft, während der andere in gleicher Weise längs der ventralen Fläche derselben hinzieht. Man kann sich davon leicht durch Heben und Senken des Tubus überzeugen, wobei sowohl bei höchster wie bei tiefster Einstellung ein System längsverlaufender Fasern und Fibrillen hervortritt.

Von den Kommissurenfasern unterscheiden sich deren intraganglionäre Fortsetzungen vor allem dadurch, daß sie zum größten Teile verzweigt sind. Nur sehr wenige durchsetzen die innere Kapsel, ohne an die „Punktsubstanz" zahlreiche kleine Ästchen abzugeben, welche beiderseits von der Hauptfaser meist annähernd unter einem rechten Winkel abtreten, um sich in dem dichten Fasergeflechte zu verlieren (cf. Fig. 6), dessen weitere Bestandteile wir noch kennen lernen werden.

Nicht immer sind die eben erwähnten Seitenästchen der das Ganglion durchziehenden Längsfasern gut ausgefärbt; oft erscheinen nur die Abgangsstellen durch kleine, knotige Verdickungen angedeutet, welche durch ihre unregelmäßige Form immer leicht von Varikositäten, wie sie auch sonst oft auftreten, zu unterscheiden sind. Hier und da hat es den Anschein, als ob 2 benachbarte Längsfasern unmittelbar durch quere Kommissuren miteinander verbunden wären, indessen ist es mir nicht möglich gewesen, volle Sicherheit hierüber zu gewinnen.

Von allen ein Ganglion seiner ganzen Länge nach durchsetzenden Fasern zeichnen sich durch ihre Dicke, wie durch ihre besondere Struktur jene schon erwähnten zwei Fibrillenbündel aus, welche an der Medianseite der beiden Hauptkommissurstränge verlaufen. An jedem nur einigermaßen gelungenen Präparate sind dieselben im Innern des Ganglions leicht zu erkennen. Ihrer Lage nach gehören sie weder dem dorsalen noch dem ventralen Längsfaserzug an, sondern durchziehen, soweit sich dies bei Betrachtung von der Fläche aus erkennen läßt, etwa die Mitte des Ganglions (dem inneren oder mittleren Längsfaserzug HERMANN's entsprechend?).

Wenn die fibrilläre Struktur dieser Fasern meist schon innerhalb der Kommissuren deutlich hervortritt, so ist dies doch noch in einem viel höheren Grade im Innern der Ganglien der Fall. Hier kann man an gut gefärbten Präparaten jede einzelne Fibrille auf das schärfste von den benachbarten sondern und auf weite Strecken hin verfolgen. Fast immer zeigen die einzelnen Elemente des Bündels zahlreiche Varikositäten. Nur an zwei Stellen, und zwar im Niveau des Ursprungs der Nervenwurzeln, zweigt von dem Fibrillenbündel jeder Seite je ein Ast ab, der sich direkt in die betreffende Wurzel begiebt und mit dieser das Ganglion verläßt (Fig. 1, 3, 4, 5, 6 *l*). Auch diese 4 Seitenäste lassen die Zusammensetzung aus Fibrillen sehr deutlich erkennen (Fig. 6).

Ungeachtet der großen Klarheit gelungener Präparate ist es doch recht schwer, mit Sicherheit zu entscheiden, ob die Bildung der erwähnten Seitenäste durch einfaches Abzweigen einiger Fibrillen oder durch Teilung derselben erfolgt. Nach Durchmusterung einer großen Zahl von Präparaten möchte ich mich jedoch wohl zu Gunsten der letzteren Auffassung aussprechen. Oft treten die Fibrillen an den Abgangsstellen der Seitenäste in eigentümlicher Weise auseinander, so daß ein dreieckiger Raum zwischen denselben frei bleibt. Ob und in welcher Beziehung die in Rede stehenden Fibrillenbündel zu den sogenannten „Neurochorden“ stehen, soll hier unerörtert bleiben. Jedenfalls spricht aber der Umstand, daß dieselben in keinem nachweisbaren Zusammenhang mit irgendwelchen anderen nervösen Bestandteilen der Ganglien stehen, sehr für die Annahme, daß es sich hier um eine „lange Bahn“ handelt, bestimmt, gewisse höhere Centren mit den einzelnen Ganglien des Bauchstranges in eine direkte Beziehung zu setzen. Leider vermag ich über ihren Ursprung nichts mitzuteilen.

Von längsverlaufenden, aus den Kommissursträngen stammenden Fasern, welche die Ganglien durchsetzen, wäre schließlich nur noch das Bündel schmaler Fasern und Fibrillen zu erwähnen, welches, den Faivre'schen Mediannerven bildend, in der Mitte zwischen den beiden Hälften der inneren Kapsel verläuft. Auch diese Fasern geben im Innern jedes Ganglions nach beiden Seiten feine Ästchen ab, durch welche offenbar eine Beziehung mit der beiderseitigen Centralfasermasse hergestellt wird.

Es war bisher nur von jenen Längsfasern die Rede, welche

ein Ganglion des Bauchstranges durchsetzen, ohne in demselben zu enden oder zu entspringen, die also mit den zelligen Elementen desselben, wenn überhaupt, nur in einem indirekten Zusammenhang stehen und offenbar bestimmt sind, in der Längsrichtung auseinanderliegende Teile des centralen Nervensystems miteinander zu verbinden. Sie sind, wie mir scheint, die einzigen Teile, welche man innerhalb eines Ganglions mit einiger Berechtigung der weißen Substanz des Rückenmarkes der Wirbeltiere vergleichen könnte. Die Ansicht, welche HATSCHEK [1]) in seinem Lehrbuch äußert, daß die Centralfasermasse der Wirbellosen in toto der „weißen Substanz", die Ganglienmasse dagegen der „grauen Substanz" im Rückenmarke der Wirbeltiere entspricht, läßt sich keinesfalls festhalten.

Sehr eigentümlich gestalten sich die centralen Ursprungsverhältnisse beziehungsweise die Endigung derjenigen Fasern, welche in den 4 von jedem Ganglion entspringenden Nervenwurzeln verlaufen.

Die bisher fast ausschließlich geübten Schnittmethoden sind wenig geeignet, über diese, wie sich zeigt, sehr komplizierten Verhältnisse hinreichenden Aufschluß zu geben, während die Färbung der Ganglien in toto Bilder von überraschender Klarheit und Übersichtlichkeit liefert.

Das, was bei Betrachtung eines gelungenen Präparates vor allem auffällt, ist einerseits die geringe Zahl gefärbter Nervenfasern in jeder Wurzel und andererseits das völlig übereinstimmende Verhalten der Fasern beider Wurzelpaare innerhalb eines Ganglions. Diese morphologische Gleichartigkeit macht zugleich die Annahme einer funktionellen Verschiedenheit der Wurzeln ziemlich unwahrscheinlich, obschon sie natürlich noch nicht als ein entscheidender Beweis gegen die Gültigkeit des BELL'schen Gesetzes bei Wirbellosen gelten kann.

In jeder Wurzel, welche nach ihrem Eintritt in das Ganglion von einem Fortsatz der inneren Kapsel umhüllt und dadurch von dem die Zellen enthaltenden Raume vollkommen abgeschlossen wird, erkennt man sofort zwei durch ihre Dicke ausgezeichnete Achsencylinder, welche zu denjenigen Teilen der Ganglien gehören, die an den mit Methylenblau gefärbten Präparaten fast immer in besonders charakteristischer Weise hervortreten. In manchen Fällen sind es überhaupt die einzigen gefärbten Wurzelfasern.

1) Lehrb. d. Zoologie, p. 138.

An der Stelle etwa, wo der scheidenförmige Fortsatz der inneren Kapsel, welche den Ursprung jeder Wurzel umhüllt, in die Kapselwand selbst übergeht, teilt sich jeder der beiden Achsencylinder in zwei Hauptäste, die sich nun ihrerseits wieder auf das reichste und in sehr regelmäßiger Weise in der Punktsubstanz verzweigen. Während jedoch die eine Faser sich ausschließlich in der gleichseitigen Ganglienhälfte verästelt, sendet die andere ihren Hauptanteil nach der anderen Seite hinüber, indem der eine stärkere Hauptast zunächst die gleichseitige Hälfte der inneren Kapsel im Niveau des Eintritts der betreffenden Wurzel durchsetzt, dann, die Medianebene fast unter einem rechten Winkel schneidend, bogenförmig längs dem inneren Rande der entsprechenden Hälfte der Punktsubstanz nach aufwärts beziehungsweise (von dem vorderen Wurzelpaare) nach abwärts verläuft (Fig. 1 *s*, 2 *s*).

Sind beide Paare der in der Medianlinie sich überkreuzenden Fasern gleichmäßig gefärbt, so kann bei flüchtiger Betrachtung leicht der Eindruck entstehen, als ob beiderseits ein durch die vordere Wurzel eintretender Achsencylinder einfach umbiegend in der anderen Wurzel das Ganglion wieder verließe (Fig. 2). Man sieht aber bald, daß es sich nur um ein enges Beisammenliegen der einander zugekrümmten gleichseitigen Fasern innerhalb der Strecke handelt, wo sie längs des Innenrandes der Punktsubstanz der anderen Ganglienhälfte hinziehen (Fig. 2). Während des ganzen Verlaufes treten zahlreiche, auch ihrerseits wieder verzweigte Astchen von dem Hauptstamme ab, die jedoch meist nicht weit verfolgt werden können. Oft kommt es nach der Kreuzung zur Bildung einer Art von „Nervenendbüschen", indem hier die Seitenzweige besonders dicht beisammenstehen und zugleich länger werden, wobei sie nicht selten kolbig verdickt oder membranartig verbreitert erscheinen, so daß die lappigen Umrisse unmittelbar an jene Formen von Endverzweigungen erinnern, wie sie für die „Endplatten" an quergestreiften Muskelfasern von Wirbeltieren charakteristisch sind. Ich muß auf Grund zahlreicher anderer Erfahrungen annehmen, daß es sich bei dem Auftreten derartiger Formen an dem in Rede stehenden Objekte stets um Gerinnungserscheinungen handelt. Unter allen Seitenzweigen der 4 gekreuzten Fasern sind, abgesehen von jenen, die in der „Punktsubstanz" derselben Seite sich verästeln, jene als die stärksten zu erwähnen, welche an den Umbiegungsstellen entspringen (Fig. 2).

Man kann daher eigentlich sagen, daß jede Hauptfaser sich an der Stelle, wo sie mit der Punktsubstanz der Gegenseite in Berührung tritt, zum zweitenmal gabelt, wobei der kürzere Ast in den noch übrigen, kleineren Teil der betreffenden Hälfte der inneren Kapsel Seitenzweige entsendet (Fig. 2).

Es treten daher längs des ganzen Innenrandes jeder Hälfte der inneren Kapsel zahlreiche, in der „Punktsubstanz“ sich verzweigende Nervenästchen ein, welche in ihrer Gesamtheit von 2 aus den Wurzeln der anderen Ganglienhälfte hinzutretenden Achsencylindern herstammen.

Es ist mir leider niemals gelungen, über das Verhalten der eigentlichen, feinsten Endverzweigungen der gekreuzten Fasern, die äußerst vergänglich zu sein scheinen, Aufschluß zu erhalten. Immer schienen sie frei zu enden, und ich vermochte bei größter Aufmerksamkeit keine Anastomose mit irgendwelchen, aus anderer Quelle stammenden Fibrillen zu entdecken. Gerade wie längs des ganzen Innenrandes beider Hälften der Punktsubstanz zahlreiche Nervenästchen II. Ordnung eintreten und sich daselbst weiter verzweigen, so ist das Gleiche auch an dem Außenrande der Fall. Während aber jene ausschließlich den 4 sich überkreuzenden Achsencylindern entstammen, entspringen diese jederseits der Hauptsache nach aus 4, dem äußeren, konvexen Rande der inneren Kapsel sich anschmiegenden Nervenästen (I. Ordnung), welche aus der dichotomischen Teilung je eines breiten Achsencylinders der beiden gleichseitigen Wurzeln hervorgehen (Fig. 1, 5 *s'*).

Diese hirschgeweihförmigen Verzweigungen sind es, welche für jedes gut gefärbte Ganglion von Hirudo schon ihrer Mächtigkeit wegen vor allem als charakteristisch gelten dürfen. Ihnen gegenüber treten die gekreuzten Fasern um so mehr in den Hintergrund, als das Verbreitungsgebiet derselben sich nur über eine ziemlich schmale Zone, nahe dem Innenrande der jederseitigen Centralfasermasse erstreckt, während die langen und ziemlich starken sekundären Zweige der ungekreuzten Fasern in querer Richtung fast den ganzen Innenraum jeder Hälfte der inneren Kapsel durchsetzen, ohne jedoch mit den ihnen entgegenkommenden kürzeren Zweigen der gekreuzten Fasern zu anastomosieren (Fig. 1).

An fixierten Präparaten zeigen sämtliche Verzweigungen fast immer ein eigentümlich knotiges Aussehen, indem die Ab-

gangsstellen der feinsten, meist nicht ausgefärbten Aestchen als kleine dunklere Höcker oder Spitzen hervortreten, was auch an zahlreichen anderen Fasern im Innern der Ganglien bemerkbar ist. Die Verlaufsrichtung der Astchen II. Ordnung ist sowohl bei den ungekreuzten, wie bei den sich kreuzenden Fasern im allgemeinen fast senkrecht zur Medianebene; beide verzweigen sich annähernd in einer Ebene, welche das Ganglion in eine obere (dorsale) und eine untere (ventrale) Hälfte teilt, so daß die „Nervengeweihe“ zwischen dem früher erwähnten dorsalen und ventralen Längsfaserzug eingeschlossen liegen. Doch befinden sich, von der Dorsalfläche aus gesehen, die Verzweigungen der durch die vorderen (kopfwärts gelegenen) Wurzeln eintretenden, ungekreuzten Fasern in einem höheren Niveau als die, welche den hinteren Wurzeln angehören.

Außer den 8 eben besprochenen, paarweise den 4 Nervenwurzeln angehörigen Achsencylindern erkennt man in jeder Wurzel in der Regel noch eine kleinere oder größere Zahl feinerer Fasern, welche, wie wir sehen werden, teils in Zellen enden, teils aber auch, ähnlich wie jene breiten Achsencylinder, sich innerhalb der Punktsubstanz verzweigen, ohne direkt mit Zellen in Verbindung zu treten.

Was nun das Verhalten der Ganglienzellen und ihre Beziehungen zu Wurzelfasern anlangt, so konnte ich darüber Folgendes ermitteln.

Wenn man eine größere Zahl gut gefärbter Präparate überblickt, so muß es füglich auffallen, daß im Verhältnis nur sehr wenige Ganglienzellen scharf und deutlich hervortreten; ja man findet nicht gar selten alle bisher beschriebenen Leitungsbahnen auf das schönste gefärbt, ohne daß auch nur eine einzige Zelle deutlich sichtbar wäre; in anderen Fällen haben nur einige wenige, nie aber alle Zellen den Farbstoff aufgenommen (Fig. 1, 4). Hier macht sich dann auch immer jene schon erwähnte Thatsache geltend, daß in beiden Ganglienhälften stets die einander entsprechenden symmetrisch gelegenen Elemente gefärbt erscheinen.

In Bezug auf die Lage und Anordnung der Nervenzellen innerhalb der Ganglienzellen darf wohl auf frühere Bemerkungen sowie auf die ausführlichen Angaben Hermann's verwiesen werden. Hier soll nur von dem Verhalten derjenigen Zellen die Rede sein, welche mit Methylenblau darzustellen überhaupt gelungen ist. Unter diesen sind es vorzugsweise zwei in jedem Ganglion des Bauchstranges vorhandene Zellen, welche sowohl durch ihre sehr

bedeutende Größe, wie auch durch ihr sonstiges Verhalten besonders auffallen. Man erkennt sie schon vor dem Fixieren der Präparate mit unbewaffnetem Auge oder mit der Lupe als zwei blaue, meist in der Mitte des Ganglions nahe bei einander liegende Punkte. Nach Einwirkung von pikrinsaurem Ammoniak macht die ursprüngliche ziemlich intensive Tinktion einer matt graublauen oder bräunlichen Färbung Platz, durch welche sich dann diese Elemente von allen andern gefärbten Zellen des Ganglions unterscheiden, indem die letzteren meist sehr dunkel erscheinen und daher scharf hervortreten (Fig. 1).

Je eine der beiden „Riesenzellen“ entspricht einer Hälfte des Ganglions, doch ist ihre Lage nicht immer eine derartige, daß man dies sofort zu erkennen vermöchte. Bisweilen sieht man sie in der Medianlinie hintereinander liegen, anderenfalls sind sie schräg gestellt oder sie rücken aus ihrer gewöhnlichen Lage in der Mitte der ventralen Fläche mehr nach dem vorderen oder hinteren Pol des Ganglions. In sehr vielen Fällen erhält man zunächst den Eindruck, daß es sich um „apolare“ Zellen handelt, da es nicht möglich ist, an dem runden Zellkörper auch nur irgend eine Andeutung eines Fortsatzes zu erkennen. Doch zeigt sich an günstigen Präparaten, daß jede der beiden Zellen einen mächtigen Fortsatz abgiebt, dessen weiteres Verhalten allerdings nur selten mit genügender Deutlichkeit zu erkennen ist (Fig. 2). Von der Dorsalseite her sieht man denselben in der Regel zunächst von dem ventral gelegenen Zellkörper aus nach oben ziehen, wobei er oft spiralig gewunden erscheint, um darauf, die innere Kapsel auf derselben Seite durchsetzend, seitwärts umzubiegen. Im weiteren Verlaufe wird die an sich schwache Färbung des Fortsatzes immer blasser, und man kann daher gewöhnlich nur sehen, daß er die Richtung nach den beiden Nervenwurzeln einschlägt. Nur bisweilen gelingt es, auch noch die Teilung in 2 Äste zu erkennen, von denen jeder in eine Wurzel sich begiebt (Fig. 2). Nie konnte ich außer diesem einen sich gabelnden Fortsatz irgendwelche andere wahrnehmen, auch scheinen die beiden Gabeläste sich nicht weiter zu verzweigen, obschon ich dies bei der sehr blassen Färbung nicht mit Bestimmtheit behaupten möchte. Wäre dem wirklich so, so würde es sich hier um 2 Zellen handeln, welche außer jedem Zusammenhang mit anderen nervösen Teilen des Ganglions stehen und gewissermaßen 2 kleine Centren im Centrum darstellen, wie

dies übrigens nach Rhode auch für gewisse Zellen in den Ganglien von Stenhelais und Lepidasthenia gelten würde [1]).

Ob die von Hermann beschriebenen multipolaren zwei „Medianzellen“ [2]) in den Ganglien von Hirudo mit den von mir beobachteten identisch sind, ist mir um so zweifelhafter, als jene weder der Form noch der Lage nach mit diesen übereinstimmen. Freilich ist es mir auch nicht gelungen, andere, den letzteren mehr ähnelnde Zellformen aufzufinden. Ebensowenig vermochte ich die bipolaren, schon von Leydig [3]) beschriebenen 2 Zellen zu färben, welche jederseits zwischen den Ursprüngen der Nervenwurzeln liegen.

Zu den Zellen dagegen, welche sich fast regelmäßig färben, wenn auch nicht immer in gleicher Intensität, gehören 4 paarweise in der Nähe des Abganges der vorderen Wurzeln gelegene Elemente, welche wesentlich kleiner als die vorhin beschriebenen 2 Riesenzellen sich direkt in Achsencylinder fortsetzen, die das Ganglion in den Wurzeln verlassen (Fig. 1, 3 *g*). Der birnförmige Körper jeder dieser Zellen geht ganz allmählich in den Nervenfortsatz über, welcher auf derselben Seite, nahe dem Ursprung der betreffenden Wurzel in die innere Kapsel eindringt und nun innerhalb derselben einen mit der Konvexität der Medianebene zugekehrten Bogen beschreibt, um alsbald wieder durch eine der beiden Wurzeln das Ganglion zu verlassen (Fig. 3).

In der Regel liefert jede Zelle nur eine Wurzelfaser, doch habe ich auch Fälle beobachtet, wo der Nervenfortsatz sich dichotomisch teilte und je ein Gabelast in eine Wurzel eintrat.

Von großem Interesse ist das Verhalten der Nervenfortsätze innerhalb der Centralfasermasse. An geeigneten Präparaten, wie ein solches in Fig. 3 dargestellt ist, erkennt man, daß innerhalb der ganzen intrakapsulären Strecke zahlreiche feine Seitenästchen aus der Hauptfaser entspringen, welche sich in der „Punktsubstanz“ in ganz ähnlicher Weise verzweigen, wie dies oben schon von Fasern anderen Ursprungs geschildert wurde.

In dem gezeichneten Präparate war aber offenbar nur ein

---

1) Vergl. Bela Haller, Beiträge zur Kenntnis der Textur des Centralnervensystems höherer Würmer, 1889, p. 39.

2) l. c. p. 35.

3) Zeitschr. f. wiss. Zool., 1849, p. 131.

kleiner Teil der sekundären Verzweigungen wirklich gefärbt, da, wie ich mich sicher überzeugte, alle jene dunkler gefärbten Höcker und Spitzen als Ursprungsstellen feinster Ästchen anzusehen sind

Man sieht hieraus, daß Verzweigungen von Ganglienzellenfortsätzen sich auf das innigste mit solchen direkt sich verästelnder Achsencylinder innerhalb der „Punktsubstanz“ durchflechten. Ob sie mit ihren feinsten Ausläufern wirkliche Anastomosen bilden, wie es vielleicht der Fall ist, konnte ich leider nicht mit voller Sicherheit nachweisen.

Es wurde schon erwähnt, daß, wenn auch die in Rede stehenden 4 Zellen fast immer erkennbar sind, die Intensität der Färbung doch erheblichen Schwankungen unterworfen ist; dies gilt weniger in Bezug auf den Nervenfortsatz als von dem Zellkörper selbst. Dieser erscheint oft gar nicht oder nur teilweise gefärbt, während der aus ihm entspringende Achsencylinder im weiteren Verlaufe deutlich hervortritt. Sehr oft ist nur die Ursprungsstelle des Nervenfortsatzes dunkel, während die Zelle sonst ungefärbt bleibt oder innerhalb derselben nur einzelne dunkle Körnchen hervortreten, die bisweilen in der Nähe des Kernes dichter angehäuft sind. Dieses Verhalten beobachtet man auch an sehr vielen anderen Zellen der Ganglien, auch an solchen, die sich in toto überhaupt niemals zu färben scheinen.

Bis zu einem gewissen Grade hat man es in der Gewalt, die Zellen in größerer Zahl stark zu färben. Es ist hierzu nur längere Einwirkung einer etwas stärkeren Farbstofflösung erforderlich. Man sieht dann oft mehrere Nervenfortsätze in die innere Kapsel derselben Seite eintreten und direkt in eine Wurzelfaser übergehen. Es kann daher keinem Zweifel unterworfen sein, daß das vorstehend geschilderte Verhalten viele der in einem Ganglion enthaltenen Zellen darbieten. Bei manchen kann man jedoch insofern ein abweichendes Verhalten konstatieren, als der stets in der Einzahl vorhandene Nervenfortsatz alsbald nach seinem Eintritt in die innere Kapsel seine Selbständigkeit verliert und sich in immer feinere Zweige teilt, die sich schließlich in der Centralfasermasse verlieren. Hierher gehören vielleicht auch gewisse ziemlich kleine, rundliche Zellen, die an stark gefärbten Ganglien in großer Zahl hervortreten und durch einen kurzen Fortsatz ausgezeichnet sind, den ich nicht weiter verfolgen konnte (Fig. 4 *d*).

So wie es eine gekreuzte Verbindung beider Ganglienhälften durch sich direkt verzweigende Achsencylinder giebt, so lassen sich auch gekreuzte Zellfortsätze in jedem Ganglion von Hirudo nachweisen.

Obschon die Zahl der Zellen, deren Nervenfortsätze dieses Verhalten zeigen, gewiß eine sehr beträchtliche ist, so sind es doch wieder nur recht wenige, die durch Methylenblau gefärbt werden. Unter diesen zeichnen sich besonders zwei am hinteren Pole jedes Ganglions nahe der Medianlinie gelegene, ziemlich große Zellen aus, deren jede einen mächtigen Fortsatz entsendet, welcher zunächst parallel der Medianebene bis fast zur Mitte des Ganglions hinzieht, um dann umzubiegen und, die gegenseitige Hälfte der Centralkapsel durchsetzend, schließlich durch die nächstgelegene Wurzel auszutreten. Zahlreiche Seitenästchen entspringen auch hier von dem Nervenfortsatz während seines Verlaufes durch das Innere des Ganglions. Da dieselben fast niemals ausgefärbt sind, so erscheinen die Achsencylinderfortsätze dicht mit kleinen Höckern und Spitzen besetzt (Fig. 4).

Betrachtet man ein Ganglion von der Ventralfläche aus oder stellt man bei Betrachtung von oben tief ein, so wird man selten eine oder mehrere Fasern vermissen, die etwa im Niveau der Kreuzungsstelle der beiden zuletzt besprochenen Nervenfortsätze in querer Richtung von einer Seite zur andern ziehen (Fig. 4 *b*, 6 *gs*).

Verfolgt man an geeigneten Präparaten eine einzelne Faser dieser (hinteren) Querkommissur, so sieht man dieselbe seitlich von den oben als „lange Bahnen“ gedeuteten Fibrillenbündeln nach vorne umbiegen und parallel den letzteren das Ganglion durchziehen, um schließlich zu einer Faser der Längskommissur zu werden. Bisweilen kann man den Ursprung einer solchen Faser aus einer Ganglienzelle der Gegenseite sicher erkennen (Fig. 4 *b*, 6 *gs*).

Es handelt sich also auch hier um eine gekreuzte Leitungsbahn, durch welche, wie es scheint, die Verbindung mit einem zweiten, benachbarten Ganglion hergestellt wird. Während des ganzen Verlaufes einer solchen Faser durch den Raum der inneren Kapsel entspringen wieder zahlreiche Seitenzweige, welche sich innerhalb der Punktsubstanz weiter verästeln.

An sehr stark gefärbten Präparaten treten außer den eben besprochenen queren Kommissuren in der hinteren Hälfte des

Ganglions ebensolche auch in der Kopfhälfte hervor; doch ist es mir nicht gelungen, hier den Ursprung und Verlauf der einzelnen Fasern genügend festzustellen. Vermutlich handelt es sich aber auch hier um gekreuzte, aus Zellen der entgegengesetzten Ganglienhälfte entspringende Fasern.

Während alle bisher erwähnten Zellformen in dem bisher üblichen Sinne als „monopolare“ zu bezeichnen sind, indem es nur einen einzigen vom Zellkörper entspringenden Hauptfortsatz giebt, der sich allerdings in mannigfaltiger Weise zu verästeln vermag, kommen in den Ganglien von Hirudo doch auch multipolare Zellen vor. Wenn ich von den „Medianzellen“ HERMANN's sowie den bipolaren Zellen LEYDIG's absehe, die ich nicht darstellen konnte, so bliebe eine unpaare in der Medianlinie nahe dem hinteren Pole des Ganglions gelegene Zelle zu erwähnen (Fig. 4 *a*), welche zu dem FAIVRE'schen Mediannerven in einer nahen Beziehung steht und auch zugleich mit beiden Hälften der Centralfasermasse in Verbindung tritt. Aus dem ziemlich unregelmäßig gestalteten Zellkörper, welcher oft eine eigentümlich wabige Struktur zeigt, entspringt ein dem Mediannerven sich anschließender Hauptfortsatz, der, fast die ganze Länge des Ganglions durchlaufend, Seitenzweige abgiebt, die sich beiderseits in der Centralfasermasse verlieren. Nebst diesem großen Hauptfortsatz entspringen seitlich direkt vom Zellkörper noch 2—3 kleinere Ausläufer, welche sich ebenfalls der Centralfasermasse beimischen.

Fassen wir die Resultate der vorstehenden Erörterungen zusammen, so ergiebt sich, daß die „Centralfasermasse“ („Punktsubstanz“ LEYDIG's) sich aus Elementen verschiedener Herkunft zusammensetzt und ein außerordentlich kompliziertes Geflecht oder vielleicht ein in sich geschlossenes Netz feinster Nervenfasern darstellt, welches teils aus der Verästelung von Ganglienzellenfortsätzen, teils aus direkt sich verzweigenden Wurzelfasern hervorgeht, wozu noch Seitenzweige der die Ganglien durchsetzenden Kommissuren-Längsfasern kommen. In dem Fig. 7 gezeichneten Schema habe ich versucht, die wesentlichsten der mit Methylenblau färbbaren Elemente in den Ganglien von Hirudo übersichtlich darzustellen.

II. Nereis pelagica.

Diese an den westlichen Klippen von Helgoland sehr häufige, ziemlich große Annelidenform eignet sich ebenfalls sehr gut zur Untersuchung der feineren Struktur der Ganglien des Bauchstranges mittels Methylenblau. In gewisser Beziehung liefern die Befunde an diesem Objekte eine sehr erwünschte Ergänzung zu den Beobachtungen an den Ganglien von Hirudo. Es gilt dies insbesondere hinsichtlich der Ganglienzellen, welche mit ihren oft enorm langen Fortsätzen und deren feinsten Verzweigungen bei Nereis in einer viel vollkommeneren Weise zur Darstellung gelangen.

Am leichtesten ist das Kopfende des Bauchstranges frei zu präparieren, und ich benutzte daher in der Regel auch nur dieses, zumal die vordersten Ganglien zugleich die größten sind. Da eine dickere, undurchsichtige Scheide fehlt, so kann man die vom Rücken her bloßgelegte Ganglienkette ohne weiteres in die Farbstofflösung bringen, auf deren Bereitung jedoch in diesem Falle mehr Sorgfalt zu verwenden ist, als wenn es sich um Süßwassertiere handelt. Die geringe Löslichkeit des Methylenblau im Seewasser bedingt es, daß leicht feinkörnige oder krystallinische Niederschläge entstehen, die an der Oberfläche der eingelegten Objekte festhaften und dieselben in störendster Weise verunreinigen. Da beim Filtrieren durch Papier ein großer Teil des gelösten Farbstoffes in diesem zurückbleibt, so muß nach Absetzen des ungelösten Rückstandes oder des gebildeten Niederschlages die klare, überstehende Lösung vorsichtig abgegossen werden. Da auch bei längerem Stehen dieser letzteren sich an den Wänden des Gefäßes ein Teil des Farbstoffes ausscheidet, so thut man gut, die Lösung jedesmal im Uhrglas frisch zu bereiten. Nach höchstens dreistündigem Verweilen in einer auf weißer Unterlage himmelblauen Lösung sind die eingelegten Stücke in der Regel genügend gefärbt, um sofort in der oben beschriebenen Weise fixiert zu werden.

Aus jedem der länglich-spindelförmigen Ganglien entspringen 4 Paare von Wurzeln, 2 stärkere und 2 schwächere, die wie das Ganglion selbst nach außen von einer lockeren, durchsichtigen Scheide umhüllt werden, die man zwar mit einiger Sorgfalt abpräparieren kann, was jedoch für das Gelingen der Färbung keineswegs erforderlich ist. Bisweilen beeinträchtigen allerdings die zahlreichen verzweigten und rundlichen Zellen, welche sich inner-

halb dieser Hülle dunkel färben, die Schönheit des mikroskopischen Bildes nicht unwesentlich. Im übrigen ist von der Stützsubstanz und den umhüllenden Teilen im Innern der Ganglien wenig oder nichts zu erkennen. Um so schärfer treten die nervösen Elemente hervor, von denen sowohl Fasern wie Zellen nach Behandlung mit pikrinsaurem Ammoniak eine fast schwarze Färbung annehmen und sich daher von dem durchsichtigen, blaßgelben Grunde überaus scharf abheben.

Längs der Dorsalfläche der Ganglienkette sieht man schon vor dem Fixieren ein breites, intensiv blaues Band verlaufen, welches sich bei mikroskopischer Untersuchung als ein Aggregat ziemlich breiter Längsfasern erweist, die innerhalb der äußeren Hülle liegen und mit dieser zusammen leicht entfernt werden können. Ich bin geneigt, dieselben für Züge von Längsmuskeln zu halten, da sie mit der Ganglienkette gar nicht zusammenhängen und auch sonst sich von Nerven beträchtlich unterscheiden.

An der Dorsalfläche der Ganglien erkennt man wieder wie bei Hirudo zahlreiche, aus den Längskommissuren stammende, meist sehr feine Nervenfasern, die hier und da zarte Seitenästchen abgeben. Bei tieferer Einstellung treten dann zwei Hauptzüge von Längsfasern hervor, welche beiderseits längs der äußeren Grenze der Punktsubstanz verlaufen und deutlich ein ventrales und dorsales Bündel erkennen lassen. Das letztere wird ganz vorwiegend aus Fasern gebildet, welche den Nebenwurzeln entstammen, beziehungsweise in dieselben übertreten, und enthält Elemente von sehr verschiedener Dicke, während der ventrale Faserzug, sofern seine Bestandteile gut gefärbt sind, als ein geschlossenes Bündel gleichstarker Fibrillen erscheint, das in seinem Aussehen sofort an jene „langen Bahnen“ bei Hirudo erinnert und wie diese je einen Ast in die zwei stärkeren Wurzeln derselben Seite entsendet (Fig. 12 *l*). Auch an der medianen Seite jeder Ganglienhälfte bemerkt man meist eine dichtere Anhäufung von Längsfasern, über deren Herkunft noch Näheres mitzuteilen sein wird. Der übrige Raum der Ganglien erscheint an gut gefärbten Präparaten nach allen Richtungen hin durchzogen von zahllosen, teils verästelten, teils unverzweigten Fasern und Fibrillen, so daß es, wie auch an stark tingierten Präparaten von Hirudo, kaum möglich ist, einzelne Leitungsbahnen auf weitere Strecken hin zu verfolgen. Während aber bei Hirudo die sich direkt verästelnden Achsencylinder im mikroskopischen Bilde vor allem hervortreten, sind es bei Nereis umgekehrt die Zellfort-

sätze und deren reiche Verzweigungen, welche als charakteristisch in den Vordergrund treten.

Unter den zahlreichen, in ihrer Größe nur wenig verschiedenen Zellen, welche in jedem Ganglion seitlich und ventralwärts eine periphere Schicht bilden, sind es wieder nur einige, welche durch Methylenblau gefärbt werden. Diese zeichnen sich sämtlich durch einen oft ungewöhnlich langen, mehr oder weniger reich verzweigten Nervenfortsatz aus, der entweder auf derselben Seite verbleibt oder in die entgegengesetzte Ganglienhälfte hinüberkreuzt, um schließlich als Achsencylinder in eine Wurzel einzutreten oder in einer Längskommissur auf- oder abwärtszuziehen (Fig. 14, Schema).

Von der Regel, daß in einem und demselben Ganglion beiderseits stets symmetrisch gelegene Zellen gefärbt werden, beobachtet man bei Nereis häufig Ausnahmen, indem innerhalb beider Hälften ungleichwertige Elemente hervortreten.

In dem in Fig. 14 entworfenen Schema sind alle diejenigen Zellen mit ihren Nervenfortsätzen dargestellt, welche ich bei Durchsicht einer ziemlich großen Zahl von Präparaten deutlich gefärbt fand. Durch die zahlreichen, in der Medianlinie sich kreuzenden Fortsätze scheint ein sehr inniger Zusammenhang beider Ganglienhälften vermittelt zu werden, während zugleich durch die oft vorkommenden T-förmigen Teilungen in der Längsrichtung auseinanderliegende Gebiete eines und desselben oder benachbarter Ganglien verknüpft erscheinen. Fast sämtliche Nervenfortsätze, beziehungsweise deren Hauptäste verlaufen, sofern sie nicht sofort in die nächst gelegene Wurzel umbiegen, eine Strecke weit parallel der Längsachse des Ganglions, und da sie hierbei jederseits längs des äußeren Randes der Centralfasermasse hinziehen, so bilden sie einen wesentlichen Bestandteil der an gleicher Stelle befindlichen, schon erwähnten Längsfaserzüge. Außer der T-förmigen Hauptteilung vieler Nervenfortsätze sieht man von allen überaus zahlreiche, feine und feinste Zweige entspringen, die ihrerseits wieder auf das reichste verästelt die Centralfasermasse nach allen Richtungen durchziehen.

Die in Fig. 8—11 mit möglichster Treue dargestellten Zellen mit ihren Nervenfortsätzen und sekundären Verzweigungen dürften das erwähnte Verhalten genügend illustrieren.

Auch bei Nereis ist es mir nie gelungen, Anastomosen von Zellfortsätzen untereinander oder mit Fasern, die aus anderer Quelle stammen, mit Sicherheit zu sehen.

Während bei der großen Mehrzahl der durch Methylenblau

darstellbaren Ganglienzellen der Nervenfortsatz seine Selbständigkeit bewahrt und entweder in eine Wurzel oder in eine Längskommissur eintritt, scheint er sich bei gewissen Zellen durch fortgesetzte Teilung vollständig innerhalb der Centralfasermasse aufzulösen. Doch sind über diesen Punkt noch weitere Untersuchungen erforderlich, und das Gleiche gilt auch in Bezug auf das Verhalten derjenigen Fasern, welche durch die Wurzeln in das Ganglion eintreten und sich hier verzweigen, ohne direkt mit Zellen in Verbindung zu treten.

Nur selten ist dies so deutlich zu erkennen, wie an den in Fig. 11—13 dargestellten Präparaten. Doch ist offenbar auch hier nur ein kleiner Teil der Verzweigungen wirklich gefärbt gewesen. Die direkte Teilung scheint übrigens in verschiedener Weise bei verschiedenen Fasern zu erfolgen. So sieht man häufig, daß eine Wurzelfaser sich zunächst in ähnlicher Weise T-förmig teilt, wie man es an vielen Zellfortsätzen beobachtet. Die beiden Hauptäste verlaufen dann parallel der Längsachse, entweder an der äußeren oder inneren Grenze der entsprechenden Hälfte der Centralfasermasse, und bilden daher ebenfalls Bestandteile der schon oft erwähnten Längsfaserzüge (Fig. 13). Aus diesen Hauptästen entspringen sehr feine Seitenzweige, welche in die Centralfasermasse eindringen.

Werfen wir einen vergleichenden Blick auf die eben geschilderten Strukturverhältnisse bei Nereis und Hirudo, so läßt sich bei aller Verschiedenheit im einzelnen doch die Übereinstimmung in den allgemeinen Zügen kaum verkennen. In beiden Fällen finden wir als wesentlichste Formbestandteile der Leydigschen Punktsubstanz ein außerordentlich kompliziertes Geflecht feiner und feinster Nervenfasern, welche aus dreifacher Quelle stammen. Einmal geben durchziehende Längsfasern während ihres Verlaufes durch das Ganglion zahlreiche Seitenzweige ab, die sich weiter verästeln; dann treten durch sämtliche Wurzeln Fasern ein, die, ohne direkt mit Zellen zusammenzuhängen, sich ebenfalls innerhalb der Punktsubstanz auf das reichste verzweigen, und endlich liefern einen wesentlichen Anteil die zahllosen sekundären Verzweigungen der Nervenfortsätze der Ganglienzellen. In beiden Fällen ließen sich ferner zwei die ganze Ganglienkette durchziehende Fibrillenbündel nachweisen, von welchen bei Hirudo in jede, bei Nereis nur in die vier dickeren Wurzeln je ein Anteil abzweigt; dieselben sind wahrscheinlich als „lange Bahnen“ zu betrachten.

III. Astacus fluv. und Oniscus.

Wenn schon die im Vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen über den Bau der Ganglien von Hirudo und Nereis noch weiterer Vervollständigung bedürfen, so gilt das in einem noch ungleich höheren Grade von den im Folgenden kurz zu erwähnenden Beobachtungen an den Ganglien der genannten Crustaceen. Ich kann als Entschuldigung für die Mitteilung dieser ganz zusammenhangslosen Bruchstücke nur wieder anführen, daß es mir hauptsächlich darauf ankam, die Anwendbarkeit der Methode auch noch in anderen Fällen zu prüfen.

Es war mir leider nicht möglich, von Flußkrebsen so kleine Exemplare in hinreichender Menge zu erhalten, wie sie voraussichtlich für die beabsichtigten Untersuchungen am vorteilhaftesten sein dürften. Junge, 3—5 cm lange Tiere werden, wie ich glaube, ein ganz vorzügliches Untersuchungsmaterial abgeben. Bei älteren, größeren Exenplaren machen sich dagegen alle schon eingangs erwähnten Nachteile sehr störend bemerkbar. Immerhin gelingt es sowohl nach Injektion einer starken Lösung von Methylenblau in den Thoraxraum, wie auch bei direkter Färbung im Uhrglas schöne und instruktive Präparate zu gewinnen, an denen wieder vorwiegend die faserigen Elemente, weniger gut die Zellen hervortreten. Von den letzteren erscheinen gewöhnlich nur kleinere Formen intensiv gefärbt. Man erkennt an denselben (Fig. 16) in der Regel leicht den reich verzweigten Nervenfortsatz, welcher sich meist ganz in dem centralen Fasergeflechte auflöst, ohne in eine Wurzel einzutreten. Die größeren und großen Ganglienzellen färben sich immer nur sehr schwach, so daß es selten gelingt, über das Verhalten ihrer Fortsätze Aufschluß zu erhalten. Ein besonders gelungenes derartiges Präparat habe ich mit möglichster Treue in Fig. 15 darzustellen versucht. Es handelt sich hier um einen ziemlich großen, jederseits zwischen den beiden Hauptnervenwurzeln gelegenen Zellkörper, in dessen Innern zahllose feine Körnchen liegen, welche auch nach dem Fixieren eine grünlichblaue Färbung behalten. Der mächtige braun gefärbte Nervenfortsatz steigt zunächst nach der Dorsalfläche des Ganglions empor, verläuft dann eine Strecke weit in querer Richtung, um schließlich in der Nähe der Medianlinie bogenförmig nach hinten umzubiegen und als Bestandteil der dritten gleichseitigen Nervenwurzel, welche jederseits aus der Längskommissur hervortritt, nach der Peripherie zu ziehen. Schon in der Nähe des Ursprungs aus

der Zelle giebt der platte, bandförmige, hier und da ein streifiges Aussehen zeigende Nervenfortsatz kleinere verzweigte Ästchen ab, und ähnliche sieht man auch im weiteren Verlaufe entspringen. An allen macht sich ein eigentümlicher Typus der Verzweigung bemerkbar, den man vielleicht am besten als dendritisch bezeichnen kann. Aus den ziemlich dicken, aber kurzen Hauptästen treten, nahe bei einander stehend, zahlreiche, sehr feine und zu Büscheln gruppierte Astchen hervor, die oft mit einer feinen Spitze zu enden scheinen.

Ein besonders mächtiger, dem Hauptstamme an Dicke kaum nachstehender Ast, der sich auf das reichste verzweigt, entspringt von jenem an der Stelle, wo er nach hinten umbiegt, so daß man eigentlich von einer T-förmigen Teilung des Nervenfortsatzes sprechen könnte, da der nach dem vorderen Rande des Ganglions hinziehende Ast sich gewissermaßen direkt in jenen breiten, bandförmigen Achsencylinder fortsetzt, welcher durch die hinterste Wurzel austritt (Fig. 15). Die Abbildung dürfte viel besser als eine weitläufige Beschreibung eine Vorstellung von der sehr eigentümlichen und überaus komplizierten Verzweigung jenes nach vorne ziehenden, mächtigen Astes geben, welche in ihrem Charakter von dem bei den Würmern vorhandenen Typus ganz wesentlich abweicht.

Stellenweise hat es den Anschein, als ob die feineren Astchen miteinander anastomosierten, doch läßt sich dies wegen der großen Zahl neben- und übereinander wegziehender Zweige nicht mit Bestimmtheit entscheiden.

In ganz gleicher Weise, wie diese Zellfortsätze, verzweigen sich innerhalb der Krebsganglien auch Fasern, welche durch die Wurzeln einstrahlen, ohne direkt mit Zellen zusammenzuhängen. Es sind dies auch ziemlich breite, bandartig plattgedrückte Achsencylinder, welche sich bei genügendem Luftzutritt ziemlich leicht und intensiv färben, aber auch ebenso leicht wieder entfärben, wenn der Luftzutritt irgend behindert wird. Man muß daher besonders bei dem Fixieren solcher Präparate sehr vorsichtig sein und insbesondere auch darauf achten, daß stets die dorsale Fläche nach oben gekehrt bleibt, da die in Rede stehenden Fasern und Zellfortsätze ziemlich oberflächlich verlaufen.

In ihrem Verhalten gegen den Farbstoff stimmen die bekannten riesigen längsverlaufenden Nervenfasern (Neurochorde) des Krebsmarkes vollständig mit den eben geschilderten überein. Sie erscheinen wie diese am frischen, nicht fixierten Präparate

als breite, vollkommen homogene, schön himmelblau gefärbte Bänder, welche bei Einwirkung von pikrinsaurem Ammoniak sehr oft ein eigentümlich gefleckтes oder punktiertes Aussehen erhalten, indem die bräunliche Färbung sich nur auf einzelne kleine Stellen beschränkt, während alles andere farblos wird. Bei den im Ganglion sich verzweigenden breitesten Wurzelfasern ist dies aber nur innerhalb der extraganglionären Strecke der Fall, während die intraganglionären Aste und Zweige zwar auch stark abblassen, aber doch eine mehr gleichmäßige hellbräunliche Färbung annehmen.

An jedem gut gefärbten Präparate sieht man in den Wurzeln nebst den breiten Fasern noch eine sehr große Zahl schmaler, welche sich innerhalb der Punktsubstanz ebenfalls in der mannigfaltigsten Weise verzweigen, teilweise auch die Medianlinie überschreiten und so eine innige Verbindung beider Ganglienhälften vermitteln. Dazu kommen noch zahlreiche Seitenzweige von Fasern des verschiedensten Kalibers, welche, aus den Längskommissuren kommend, das Ganglion durchsetzen oder in demselben endigen. Auf diese Weise entsteht wieder innerhalb der Punktsubstanz ein unentwirrbares Geflecht von Fasern und Fibrillen, wie wir dies auch schon bei Hirudo und Nereis fanden.

Sehr instruktive Präparate erhält man von Oniscus, wenn man den ganzen Bauchstrang im Uhrglas färbt; sie sind vielleicht am meisten geeignet, eine Vorstellung von der ganz außerordentlichen Kompliziertheit der centralen Nervenendigungen zu geben. Namentlich sind es Fasern, welche aus den Wurzeln stammen, aber auch solche der Kommissuren, die sich innerhalb der „Punktsubstanz“ auf das zierlichste dendritisch verästeln, so reich, wie man dies bei Würmern niemals beobachtet (Fig. 17—20). Besonders dicht erscheint das Fasergewirr in der Nähe der Wurzelursprünge (Fig. 17, 18), sowie längs des vorderen Randes jedes Ganglions. Wie beim Flußkrebs färben sich auch hier nur wenige, meist sehr kleine Zellen, deren Nervenfortsatz, wie es scheint, vollständig in der Centralfasermasse aufgeht. Über das Verhalten der größeren Zellen müssen weitere Untersuchungen entscheiden.

IV. Übersicht der Ergebnisse.

Obschon die in der vorliegenden Arbeit mitgeteilten Beobachtungen sich nur auf ein sehr kleines Material beziehen und daher naturgemäß weitere Verallgemeinerungen nicht gestatten,

so möchte ich doch nicht unterlassen, einige Bemerkungen bezüglich der möglichen physiologischen Bedeutung einiger in allen Fällen wiederkehrenden Strukturverhältnisse hinzuzufügen, welche, wie es scheint, auch bei den Wirbeltieren gegeben sind.

Vom physiologischen Gesichtspunkte aus interessiert vor allem die Frage, in welcher Weise im Centrum motorische und sensible oder allgemeiner centrifugal und centripetal leitende Fasern miteinander anatomisch verknüpft sind. Man wird hier vor allem die Thatsache im Auge behalten müssen, daß, wenigstens unter gewissen Verhältnissen (wie z. B. bei der Strychninvergiftung), die dem Centrum (Rückenmark der Wirbeltiere) auf der Bahn irgend eines sensiblen Nerven zugeleitete Erregung ganz diffus irradiert. Ist das Rückenmark mit einer genügenden Dosis des Alkaloids vergiftet, so wird von allen wirksamen, ihrem Orte nach noch so verschiedenen sensiblen Reizen eine gleichzeitige Zusammenziehung aller Skelettmuskeln ausgelöst. Diese Thatsache scheint nur erklärbar, wenn im Rückenmarke nicht nur sämtliche motorische Fasern untereinander, sondern auch mit sämtlichen sensiblen Fasern auf das innigste zusammenhängen oder, wie man sich vielleicht vorsichtiger ausdrücken kann, in leitender Verbindung stehen. Die histologische Untersuchung hat bisher dieses physiologische Postulat nur in sehr ungenügender Weise zu stützen vermocht. Zwar lag es nahe, in den großen multipolaren Ganglienzellen der Vorderhörner mit ihren zahlreichen, verästelten „Protoplasmafortsätzen“ und dem direkt in eine vordere Wurzelfaser übergehenden Deiters'schen Fortsatz jene Elemente zu erblicken, durch welche die von der Peripherie kommenden, funktionell verschiedenen Nervenfasern im Centrum anatomisch verkettet werden. Diese Vorstellung fand auch ihren Ausdruck in der von Gerlach vertretenen Lehre, derzufolge aus den Protoplasmafortsätzen der Ganglien ein äußerst reiches Netz feinster Nervenfibrillen hervorgehen sollte, welches nicht nur die Vorderhornzellen untereinander, sondern auch mit den im Hinterhorn gelegenen Ganglienzellen sowie mit hinteren Wurzelfasern verknüpft, welche nach Gerlach, ohne vorher mit Zellen in direkte Verbindung zu treten, sich sofort in ein feines Fasernetz auflösen sollen. Obschon nicht vollkommen sicher begründet, gewann diese Lehre doch eine große Verbreitung, da sie eben auch den physiologischen Bedürfnissen am besten zu entsprechen schien. Man kann sagen, daß seit Gerlach in [illegible]ks-Histologie,

wenigstens in bezug auf den feineren Bau der grauen Substanz und die Frage der centralen Nervenendigungen, kein wesentlicher Fortschritt gemacht wurde, bis in neuester Zeit GOLGI mit Hilfe seiner neuen Methode unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete mit einem Male in ungeahnter Weise förderte.

Ich werde auf die grundlegenden Untersuchungen GOLGI's [1]), deren ausführliche Veröffentlichung noch aussteht, hier nur insoweit eingehen, als mir Berührungspunkte zwischen seinen Befunden an Wirbeltieren und meinen eigenen Erfahrungen an Wirbellosen gegeben zu sein scheinen. In Übereinstimmung mit GERLACH nimmt auch GOLGI ein allgemeines Nervennetz an, welches vom Rückenmarke aus „sich durch das verlängerte Mark hindurch in das feine Nervennetz fortsetzt, welches in gleicher Weise in sämtlichen Schichten der grauen Substanz des Gehirns existiert". (l. c. p. 376.) An der Bildung dieses Netzes beteiligen sich im Rückenmarke Fibrillen verschiedenen Ursprungs, einmal solche, welche aus der Verzweigung von Nervenfortsätzen der Ganglienzellen hervorgehen, ferner solche, die aus der direkten Verästelung einstrahlender Wurzelfasern, sowie gewisser, den Strängen der weißen Substanz angehöriger Fasern stammen. Bezüglich der Ganglienzellen, welche im ganzen Rückenmarke im wesentlichen denselben Bau zeigen, weichen GOLGI's Angaben von den bisher geltenden Anschauungen hauptsächlich in 2 Punkten ab: erstlich findet GOLGI den allen Zellen, und zwar stets in der Einzahl zukommenden DEITERS'schen oder Nervenfortsatz verzweigt, und zweitens schreibt er den Protoplasmafortsätzen, welche weder direkt noch indirekt den Ausgangspunkt von Nervenfasern bilden, wohl aber nahe Beziehungen zu den Blutgefäßen und Bindegewebszellen haben sollen, lediglich eine trophische Funktion für die Zellen zu. „Vom Standpunkte ihrer spezifischen Funktion betrachtet, können sonach sämtliche Nervenzellen des Rückenmarkes als monopolar angesehen werden." (l. c. p. 375.) Je nachdem der Nervenfortsatz seine Individualität bewahrt und nur wenige Seitenzweige abgiebt, oder sich vollkommen im centralen Nervennetz auflöst, unterscheidet GOLGI zwei Typen von Zellen und ebenso auch nach der Art ihrer Endigung im Centrum 2 Typen von Fasern. Die einen stehen direkt mit Nervenzellen in Verbindung, aus deren Nervenfortsatz sie hervorgehen; sie geben während ihres centralen Verlaufes nur wenige, durch reiche Ver-

1) Anatom. Anzeiger, V. Jahrg., 1890, No. 13—15.

stelung an der Bildung des allgemeinen Nervennetzes sich beteiligende Seitenfibrillen ab. Der andere Typus wird durch Fasern repräsentiert, welche nicht direkt mit Nervenzellen in Verbindung treten, sondern nach ihrem Eintritt in die graue Substanz sich daselbst auf das komplizierteste verzweigen und so ebenfalls zur Bildung des allgemeinen Nervennetzes beitragen.

Da nach GOLGI's Untersuchungen die (motorischen) vorderen Wurzeln des Rückenmarkes ausschließlich aus Fasern des ersten Typus bestehen, während die hinteren (sensiblen) Wurzeln ebenso ausschließlich sich aus Fasern des zweiten Typus zusammensetzen, so scheint der so charakteristische, morphologische Unterschied der Verschiedenheit der Funktion zu entsprechen.

Wenn man mit diesen Ergebnissen der sehr ausgedehnten Untersuchungen GOLGI's die in der vorliegenden Arbeit mitgeteilten Beobachtungen an den Ganglien des Bauchstranges wirbelloser Tiere vergleicht, so kann die weitgehende Übereinstimmung in Bezug auf das allgemeine morphologische Verhalten der im Ganglion wurzelnden Nervenfasern sowie der Zellen und ihrer Fortsätze nicht verkannt werden.

Schon in den Wurzeln selbst wie in den Längskommissuren machen sich auffallende Verschiedenheiten der darin verlaufenden Fasern bezüglich ihrer Kaliberverhältnisse geltend; doch lassen sich hieraus mit Rücksicht auf ihren funktionellen Charakter um so weniger sichere Schlüsse ziehen, als sowohl breite wie schmale Fasern im Centrum in ganz gleicher Weise endigen können. Während viele derselben nach ihrem Eintritt in das Ganglion sich innerhalb der „Punktsubstanz" auf das reichste verzweigen und dort in keinem direkten Zusammenhang mit Zellen stehen, lassen sich andere Achsencylinder ohne Schwierigkeit bis zu Ganglienzellen verfolgen, von deren Nervenfortsatz sie einfache Verlängerungen darstellen.

Es liegt sehr nahe, diese beiden Fasertypen mit jenen zu vergleichen, welche GOLGI bei seinen Untersuchungen über die centralen Endigungen der vorderen und hinteren Wurzeln aufstellen konnte, und demgemäß auch bei den Wirbellosen die direkte Verzweigung als ein Charakteristikum sensibler Fasern anzusehen, die unmittelbar aus Zellen entspringenden Achsencylinder dagegen für motorisch zu halten. Freilich kann sich diese Annahme vorläufig nur auf einen Analogieschluß stützen, da ein gesonderter Verlauf funktionell zusammengehöriger Wurzelfasern vor ihrem

Eintritt ins Centrum wie in den vorderen und hinteren Spinalwurzeln bei Wirbellosen nicht vorzukommen scheint. Möglicherweise läßt sich der Frage durch Untersuchung der Degenerationserscheinungen nach Wurzeldurchtrennung, die auch bei Wirbellosen nicht undurchführbar erscheint, näher treten.

Auch den beiden von GOLGI im Rückenmarke unterschiedenen Zellformen lassen sich analoge aus den Ganglien der Wirbellosen an die Seite stellen. Hierfür liefern schon die bisher vorliegenden Untersuchungen reiches Material [1]). Die große Mehrzahl der von mir beobachteten Ganglienzellen gehört GOLGI's I. Typus an, indem der oft außerordentlich lange Nervenfortsatz seine Selbständigkeit, ungeachtet der Abgabe einer oft sehr großen Zahl von Seitenzweigen, bewahrt und schließlich durch eine Wurzel austritt oder in einer Längskommissur weiterverläuft. Abgesehen von der vielleicht reicheren Verästelung, möchte als Unterschied von den motorischen Rückenmarkszellen einerseits das Fehlen der Protoplasmafortsätze (alle von mir beobachteten Zellen mit einer einzigen Ausnahme sind auch im anatomischen Sinne monopolar), und andererseits die häufig vorkommende dichotomische oder T-förmige Teilung des Nervenfortsatzes zu erwähnen sein. Hält man mit GOLGI diejenigen Zellen, deren Nervenfortsatz bei seiner Verzweigung vollkommen im centralen Nervennetz aufgeht, für sensorisch, so fällt auf, daß sich analoge Formen in den Ganglien der von mir untersuchten Würmer nur spärlich und in ziemlich unvollkommener Weise darstellen lassen. Zahlreich und mit reichverzweigtem Nervenfortsatz finden sie sich dagegen bei Astacus, wo sie jene, meist ziemlich kleinen Zellformen darstellen, welche immer zuerst und am intensivsten gefärbt erscheinen.

Mit Rücksicht auf das oben erwähnte physiologische Postulat einer allseitigen, leitenden Verbindung motorischer und sensibler Elemente innerhalb der nervösen Centren, erscheint offenbar als die nächstliegende Annahme die eines direkten anatomischen Zusammenhanges der verschiedenen, die „Centralfasermasse" bildenden nervösen Elemente, so daß diese letztere im Sinne GERLACH's und GOLGI's als ein äußerst kompliziertes, in sich zusammenhängendes Netzwerk aufzufassen wäre. So sehr auch stellenweise meine Präparate zu Gunsten dieser Anschauung zu sprechen

---

1) Vergl. insbesondere die Arbeiten von RAWITZ (Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft, Bd. XX, N. F. XIII, 1887).

scheinen (vergl. Fig. 6), so konnte ich doch zu keiner vollen Gewißheit kommen, da die allerfeinsten Ramifikationen in der Regel nur unvollständig zur Darstellung gelangen. Sicher ist, daß innerhalb der gröberen Nervenverzweigungen keinerlei Anastomosen vorkommen.

Für das Vorhandensein eines äußerst feinen Nervennetzes innerhalb der „Punktsubstanz“ in den Ganglien der Wirbellosen sprechen übrigens auch die Resultate mehrerer neuerer Arbeiten. Während man früher die Punktsubstanz meist als einen „Filz“ oder als ein „Geflecht“ oder „Gewirr“ feinster Fäserchen bezeichnete, behaupten Rawitz [1]) und Bela Heller [2]) neuerdings mit großer Bestimmtheit die Existenz eines feinsten Nervennetzes, das entweder allein, oder gestützt durch ein ähnliches, nur gröberes bindegewebiges Netzwerk, den wichtigsten Bestandteil der „Punktsubstanz“ bilden würde.

Wie dem nun auch sei, ob ein centrales Nervennetz existiert oder ob die funktionell verschiedenen Elemente im Centrum in anderer Weise miteinander in Beziehung gesetzt sind, unter allen Umständen werden die Verhältnisse der centralen Erregungsleitung außerordentlich komplizierte sein müssen. Dies ergiebt sich unmittelbar aus den anatomischen Befunden. Es kann auch bei den Wirbellosen nicht davon die Rede sein, die anatomische Grundlage eines Reflexbogens in schematischer Weise als eine Gruppe miteinander anastomosierender Zellen mit zu- und ableitenden Nervenfasern zu betrachten, sondern die Verhältnisse gestalten sich schon auf einer relativ niedrigen Stufe der Entwickelung viel komplizierter und zum mindesten ebenso verwickelt wie bei den Wirbeltieren. Dies gilt insbesondere auch in Bezug auf den Reichtum der Verzweigung von Nervenfasern und Zellfortsätzen innerhalb der Centralorgane. Beiläufig sei hier daran erinnert, daß, wenigstens bei manchen Wirbellosen, auch die peripheren Nervenendigungen vielfach durch auffallend reiche Verzweigungen ausgezeichnet sind. Bekannt sind ja die zahlreichen Teilungen von Nervenfasern schon innerhalb der feineren Stämmchen und Aste bei den Krebsen und wer je einen mit Methylenblau gut gefärbten Krebsmuskel mit den

---

1) Das centrale Nervensystem der Acephalen, Jenaische Zeitschr., Bd. XX, 1887.

2) Studien über marine Rhipidoplossen, Morph. Jahrb., Bd. XI, Beiträge zur Kenntnis der Textur des Central-Nervensystems höherer Würmer, Wien 1889.

darin enthaltenen überaus reichen Nervenverzweigungen gesehen hat und damit die räumlich viel beschränktere Verästelung des Achsencylinders innerhalb der motorischen „Endplatten“ der Wirbeltiermuskeln vergleicht, wird dem Gesagten zustimmen müssen.

Die Vorstellung, welche man sich von der Erregungsleitung im Centrum auf Grund der anatomischen Befunde bilden kann, hängt sehr wesentlich mit von den Annahmen ab, welche man bezüglich des feineren Baues der Achsencylinder macht; aber schon dieser letztere Begriff ist bei den Wirbellosen sehr schwankend. Wenn es noch Berechtigung hat, die breiteren, rundlichen oder bandartig-flachen Fasern, denen man bei den meisten Wirbellosen innerhalb der peripheren Nervenstämme, sowie in den Nervenwurzeln und Kommissuren begegnet, als „Achsencylinder“ zu bezeichnen, so gerät man doch schon in Zweifel bei jenen feinen, meist durch variköse Anschwellungen ausgezeichneten Fasern, welche an gleicher Stelle wie die erstgenannten, und mit ihnen oft in gemeinsamer Scheide eingeschlossen, verlaufen. Auch diese Verhältnisse lassen sich durch die Methylenblaufärbung in unübertrefflicher Klarheit darstellen. Schon WALDEYER [1]) kam bei seinen Untersuchungen über den Ursprung und den Verlauf des Achsencylinders bei Wirbellosen zu dem Resultate, daß manchen Evertebraten das Äquivalent einer „Nervenfaser“ der Wirbeltiere im morphologischen Sinne überhaupt mangelt. So erscheinen bei den Acephalen sämtliche aus einer Ganglienabteilung austretenden Fasern in ein einziges großes Bündel von „Achsen*fibrillen*“ zusammengefaßt, und ähnliche „*Fibrillen*“ sieht man entweder einzeln oder zu mehr oder weniger geschlossenen Bündeln vereint in den Nerven und Kommissuren anderer Wirbellosen neben scheinbar strukturlosen, breiteren „*Fasern*“ dahinziehen. Ein gutes Beispiel solcher Fibrillenbündel liefern auch jene oben als „lange Bahnen“ gedeuteten 2 längsverlaufenden Züge im Bauchmark von Hirudo und Nereis. Dieselben sind auch deshalb von besonderem Interesse, weil man an den Abgangsstellen der Seitenäste, wenigstens in manchen Fällen, recht deutlich eine *Verzweigung einzelner Fibrillen* zu erkennen vermag, was vielleicht darauf hinweist, daß Ähnliches auch bei anderen sich verästelnden Nervenfasern der Fall ist, wo bei Färbung mit Methylenblau die fibrilläre Struktur nur undeutlich oder gar nicht

1) Zeitschr. f. rationelle Medizin, 1863.

zum Ausdruck kommt. Daß dieselbe auch in solchen Fällen vorhanden ist, scheint mir aus der oft konstatierten Thatsache hervorzugehen, daß, wie besonders bei Oniscus, gewisse Fasern, welche innerhalb der Kommissuren keine Spur fibrillärer Struktur erkennen lassen, im Innern eines Ganglions als ein Bündel feinster Fibrillen erscheinen. Immerhin bleibt es auffallend, daß die große Mehrzahl der breiten Fasern und sogar jene, welche stets als klassisches Beispiel fibrillärer Struktur der Nervenfasern wirbelloser Tiere angeführt werden, die Neurochorde von Astacus, bei Färbung mit Methylenblau im frischen Zustande vollkommen homogen erscheinen.

Nimmt man demungeachtet die „Fibrillen“ („Achsenfäden“ Kölliker's) als allgemeine Elementarbestandteile der Nervenfasern wirbelloser Tiere an, so erhebt sich sofort die weitere Frage, ob denselben isoliertes Leitungsvermögen zukommt, auch wenn eine Mehrheit von ihnen zur Bildung einer breiteren Faser zusammentritt. Da, wie es scheint, bei Wirbellosen feinste Nervenfasern vorkommen, welche nur eine einzige Fibrille enthalten, so liegt die Bejahung der aufgeworfenen Frage sehr nahe, um so mehr als auch gewisse Strukturverhältnisse der nervösen Centren nur unter dieser Voraussetzung verständlich erscheinen.

Unter der Voraussetzung nämlich, daß die oben beschriebenen, monopolaren Ganglienzellen, deren Fortsatz direkt in eine Wurzelfaser übergeht, wirklich motorischen Charakter besitzen, und unter der weiteren Vorausssetzung, daß sie zugleich diejenigen Teile sind, welche die Reflexübertragung vermitteln, sieht man sich zu der Annahme gedrängt, daß der Nervenfortsatz Erregungsimpulse sowohl in centrifugaler wie auch in centripetaler Richtung leitet. Denn da die Zelle außer durch die feinen, reichverzweigten, sekundären Seitenästchen des Nervenfortsatzes sonst in keiner Verbindung mit anderen nervösen Teilen des Ganglions steht, jene aber wahrscheinlich mit den feinsten Ausläufern der direkt im Centrum sich verzweigenden (sensiblen?) Nervenfasern in leitender Verbindung stehen, so könnten centripetal gerichtete Impulse nur unter Vermittelung der sekundären Zweige der Achsencylinderfortsätze den als Reflexcentren fungierenden Ganglienzellen zugeleitet werden. Dies würde offenbar leichter verständlich, wenn jeder Nervenfortsatz aus einer Summe funktionell verschiedener und isoliert leitender Fibrillen besteht. Es könnte dann, wie Kölliker [1]) bei Besprechung der Untersuchungen von Golgi und

Nansen hervorhebt, „eine motorische Zelle vom centralen Nervennetze aus durch gewisse Fibrillen ihres Achsencylinderfortsatzes centripetal erregt werden und durch andere centrifugale Wirkungen entfalten."

Alle derartigen Erwägungen werden aber wohl erst dann einen größeren Wert beanspruchen dürfen, wenn durch fortgesetzte vergleichende Untersuchungen unsere Kenntnisse vom feineren Bau der nervösen Centren noch erheblich weiter fortgeschritten sein werden, als es zur Zeit der Fall ist.

---

1) Handbuch d. Gewebelehre, I, 6. Aufl., p. 155.

Erklärung der Abbildungen.
(Tafel XVII.)

Sämtliche Figuren sind mit dem Prisma nach Präparaten gezeichnet, welche mit Methylenblau gefärbt und hierauf mit pikrinsaurem Ammoniak fixiert wurden.

Fig. 1—7. Hirudo medicinalis.

Fig. 1. Ganglion des Bauchstranges. Zeiss D. 2. *k* äußere Kapsel; *k*, innere Kapsel; *c* und *c*, Hauptkommissurstränge; *m* Mediannerv; *l* lange Bahnen; *s* ungekreuzte (sensible?) Wurzelfasern; *s*, gekreuzte Wurzelfasern; *g* monopolare (motorische?) Ganglienzellen.

Fig. 2. Ganglion mit 4 sich kreuzenden Wurzelfasern, die an die Punktsubstanz sekundäre Zweige abgeben. Die eine der beiden großen Ganglienzellen läßt deutlich den sich gabelnden Nervenfortsatz erkennen. (Buchstabenbezeichnung wie in Fig. 1.)

Fig. 3. Teil eines Ganglions mit den sekundären Verzweigungen des Nervenfortsatzes einer (motorischen?) Ganglienzelle. (Buchstabenbezeichnung wie früher.)

Fig. 4. Ganglion mit sich kreuzenden Zellfortsätzen.

Fig. 5. Eine Ganglienhälfte mit der geweihförmigen Verästelung einer ungekreuzten (sensiblen?) Wurzelfaser, stärker vergrößert. Zeiss F. 2.

Fig. 6. Ganglienhälfte mit sehr vollständig gefärbtem Fasergeflecht der Punktsubstanz; *gs* Nervenfortsätze von Ganglienzellen; *cf* durchziehende verästelte Kommissurenfasern. Zeiss F. 2.

Fig. 7. Schematische Darstellung der wesentlichsten, in den Ganglien von Hirudo durch Methylenblau darstellbaren Elemente. Buchstabenbezeichnung wie in Fig. 1.

Fig. 8—13. Nereis pelagica.

Fig. 8. Seitlicher Teil eines Ganglions. Zeiss D. 2. *Lf* = seitlicher, dorsaler Längsfaserzug. Ganglienzelle, deren Nervenfortsatz bogenförmig in die Wurzel *w* derselben Seite umbiegt und zahlreiche verzweigte Ästchen an die Punktsubstanz abgiebt.

Fig. 9. Teil eines Ganglions mit Zellen, deren Nervenfortsätze teils gekreuzt (*m*), teils ungekreuzt (*m*,) in dieselbe Wurzel eintreten und sich vorher reich verästeln.

Fig. 10. Teil eines Ganglions mit 2 Zellen, deren sehr lange Fortsätze sich kreuzen und sehr zahlreiche sekundäre Zweige abgeben; nach längerem Verlaufe dichotomische Teilung des Hauptfortsatzes; der eine Teil tritt in eine der beiden schmalen Wurzeln (*w*,) ein. *gz* Nervenfortsätze, welche von (nicht gezeichneten) Ganglienzellen der linken Hälfte stammen. T-förmige Teilung des einen.

Fig. 11. Teil eines Ganglions. *s* direkt sich verästelnde Wurzelfasern; *g* Ganglienzellen, deren Nervenfortsatz in eine Wurzel derselben Seite umbiegt und mehrere sekundäre Zweige abgiebt.

Fig. 12. Seitlicher Teil eines Ganglions. Man erkennt den Eintritt mehrerer Wurzelfasern, die sich im Ganglion direkt verästeln, sowie das ventrale seitliche Fibrillenbündel (*l*), von dem ein Anteil in die Wurzel *w* abzweigt.

Fig. 13. Seitlicher Teil eines Ganglions. T-förmige Verzweigung einer Wurzelfaser.

Fig. 14. Schematische Darstellung einiger durch Methylenblau darstellbaren Zellen mit ihren Nervenfortsätzen und sekundären Verzweigungen.

Fig. 15 und 16. Astacus fluviatilis.

Fig. 15. Große Ganglienzelle aus dem dritten Bauchganglion mit plattem, bandförmigem Nervenfortsatz und der dendritischen Verzweigung eines mächtigen Seitenastes; der Hauptfortsatz tritt in eine Wurzel derselben Seite ein.

Fig. 16. Kleine Ganglienzelle mit reich verzweigtem Nervenfortsatz.

Fig. 17—20. Oniscus murarius.

Fig. 17. Ein Bauchganglion mit den Längskommissuren und Nervenwurzeln. Übersichtspräp. Zeiss A. 2.

Fig. 18. Gegend des Wurzelursprungs. Verzweigung von Nervenfasern, die im Ganglion nicht direkt mit Zellen in Verbindung treten. Zeiss F. 2.

Fig. 19 und 20. Intraganglionäre Verästelungen von 2 eintretenden Wurzelfasern, die nicht direkt mit Ganglienzellen zusammenhängen.

Tektonische Studien an Hydroidpolypen.

III. (Schluſs) Antennularia.

Von

Dr. Hans Driesch.

Mit 3 Abbildungen im Texte.

Die Gattung Antennularia Lam., die letzte Gruppe der Hydroiden, welche unseren Erörterungen noch übrig bleibt, wird eine so einfache klare Analyse, wie sie bei den bisher diskutierten Formen dieser Tierklasse möglich war, nicht gestatten. Dort war es uns leicht, mit Hilfe einer halb gegebenen, halb konstruierten Einheit, dem Einzelpolypen (= Stiel + Hydranth = Person), die scheinbar regellos-komplizierte Tektonik der Stöcke als durch gesetzmäßige Sproßfolge entstanden nachzuweisen; wir führten, wenn ich so sagen soll, das Ganze des Stockes auf die Prolifikationskräfte seiner Konstituenten zurück. Hier wird dasselbe Prinzip sich nicht durchführen lassen. Wohl werden wir wiederum die Fiedern der Antennularia als Sympodien auffassen können und hier Hydranth + Stiel als Einheit setzen, beim Übergang auf den Hauptstamm und bei Betrachtung der Verbindung dieses mit den Fiedern dürfte das aber ungezwungen nicht möglich sein.

Um sogleich auf den Kernpunkt vorliegender Gattung einzugehen, will ich mit der Schilderung des Hauptstammes der Antennularia beginnen.

Allman hat zuerst im allgemeinen Teile seiner Tubulariden-monographie den Bau des Hauptstammes an einer jungen Antennularia antennina durch Bild und Beschreibung erläutert. Im Inneren des Perisarks verläuft, kurz gesagt, nicht wie bei allen

übrigen Hydroiden eine aus Ektoderm und Entoderm gebildete Röhre, sondern deren mehrere, sich in regelloser Weise trennend und vereinigend. Es scheint in der Folgezeit die Meinung geherrscht zu haben, daß nur genannte Spezies den erwähnten Bau zeige, wenigstens findet sich derselbe bei KIRCHENPAUER ausdrücklich als „Eigentümlichkeit einer Species" hervorgehoben. HAMANN wies dann auch bei A. ramosa besagtes Verhältnis nach. Nach ihm besteht der Stamm der Antennularia aus 8, 10 oder mehr entodermalen, vom Ektoderm umschlossenen Röhren, welche distalwärts mehr und mehr kommunizieren — also sich an Zahl vermindern — und blind enden. An der Bildung der Fiedern sollen sich meist 2 Röhren beteiligen.

Ich kann dem von den erwähnten Forschern Gesagten nichts für meinen Zweck Wesentliches hinzufügen und gebe daher nur eine kurze Übersicht über meine Befunde. Dicht hinter der Stammspitze läßt sich durch Querschnitte auf eine ganz kurze Strecke ein einfaches, von Ento- und Ektoderm bekleidetes Lumen nachweisen. Auf weiteren Schnitten zeigt sich im Inneren des Lumens ein Zellkomplex, den Zerfall der Röhre andeutend, und gleich danach ist auch schon der einheitliche Stamm in eine unbestimmte Anzahl von Röhren zerfällt, deren jede aus Ekto- und Entoderm gebildet ist. In der Kommunikation der Röhren habe ich keine Regel auffinden können, außer der steten Vereinigung zweier Tuben an Stelle der Abgabe der Fiedern. In letzteren verläuft stets ein einfacher Schlauch.

Das geschilderte Verhalten ist dasselbe bei allen 3 von mir untersuchten Arten, weshalb ich auf systematische Erörterungen noch nicht eingegangen bin.

Zwei Dinge möchte ich hier hervorheben: erstens die gänzliche Verschiedenheit im Bau der Antennularia und der Campanularia verticillata und zweitens die Improportionalität zwischen der Zahl der Röhren und der Zahl der Fiederlängsreihen. Etwas vorgreifend sei erwähnt, daß ich beispielsweise bei A. ramosa-Exemplaren mit 3 Fiedern in jedem Wirtel, also 6 Längsreihen, 14—16 Röhren auf dem Querschnitt konstatierte, 6 Röhren bei jungen A. antennina mit 4 Längsreihen, und bereits 5—6 Röhren bei den plumularoiden Jugendformen von A. ramosa und tetrasticha etc. etc., kurz gesagt: in keinem Falle ein proportionales Verhältnis.

Ich unterlasse jede Anwendung des Personenbegriffs auf die erwähnten Bauverhältnisse und begnüge mich, die Sachlage kon-

statirt zu haben. Dieselbe dürfte nicht ungeeignet sein, zum Nachdenken über Schematismen anzuregen.

Wenn ich noch erwähne, daß schon bei den allerjüngsten sich aus dem Wurzelgeflecht erhebenden oder aus der Planula entstandenen Antennularia-Stöcken der mehrröhrige Bau vorhanden ist (vgl. die Figur bei ALLMAN), so brauche ich auf die Strukturverhältnisse des Hauptstammes nicht wieder zurückzukommen.

Nun zunächst zur Verständigung ein systematischer Exkurs: ich untersuchte 3 „Spezies“: A. antennina JOHNST. (Plymouth), A. ramosa LAM. (Plymouth) und A. tetrasticha[1]) (Lesina); Von allen 3 Spezies auch Exemplare aus Neapel.

Nach KIRCHENPAUER lauten die Diagnosen dieser Arten, etwas gekürzt, wie folgt:

tetrasticha: Die Glieder der Hydrocladien alle gleichmäßig mit Hydrotheken besetzt. Übergang von Plumularia. Die Hydrocladien noch paarweise fast gegenständig, aber die Paare abwechselnd übereinander, so daß 4 Reihen entstehen. An jedem Gliede 2 seitliche und eine proximale Nematophore.

ramosa: Erster Satz ebenso. Die Hydrocladien meist zu 4 in dichtgedrängten, aber nicht ganz regelmäßigen Quirlen. 2 seitliche, 1 proximale, 1 distale Nematophore.

antennina: Die Glieder der Hydrocladien abwechselnd mit Hydrotheken besetzt. Hydrocladien in Wirteln zu 8 bis 10. Nematophoren: an den Hauptgliedern 2 seitliche und 1 proximale, an den Zwischengliedern eine.

Es klingt dies so, als müsse die Unterscheidung der Spezies sehr leicht sein.

Wenn ich aber erwähne, daß ich antennina mit 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, ramosa mit 2, 3, 4 und tetrasticha mit 2 und 3 Fiedern in einem Wirtel gesehen habe — und zwar sind hier nicht die eigentlichen Jugendformen mit inbegriffen —; daß bei antennina bisweilen die ramosa-Anordnung der Fiedern, bei ramosa häufig die der antennina (distal) und bei tetrasticha beide anderen gelegentlich vorkommen, wenn ich nur diese, bei weitem nicht vollzähligen Punkte der Variationen hier vorweg-

1) Ich bezeichne — hiermit teilweise LAMARCK folgend — alle 3 Spezies mit gleichen Gattungsnamen. Die Trennung in Antennularia und Heteropyxis, beide zusammen = Nemertesia scheint mir völlig grundlos und willkürlich, wie aus dem Folgenden erhellen wird.

nehme, so wird wohl ohne weiteren Kommentar der gänzliche Mangel scharfer Arttrennung klar sein. Die Gattung Antennularia wäre ein gutes Objekt zu einer auch die Häufigkeit der Fälle in Betracht ziehenden Bestimmung der einzelnen variierenden Faktoren im Sinne der englischen Forscher. Leider hatte ich ein genaues Aufnotieren von Anfang an versäumt und später zum Nachholen solcher Beobachtungen keine Gelegenheit.

Wie ist nun aber eine „Bestimmung" der Antennularia-Arten möglich? Welche Bedeutung haben die im Folgenden gebrauchten Speziesnamen?

Hamann, der in seiner Abhandlung über den „Organismus der Hydroidpolypen" unserer Gattung eine kurze Erörterung widmet, will die Beschreibung von Hincks auf ungenügende Beobachtung zurückführen und behauptet für die A. antennina das Vorkommen dreizähliger alternierender Fiederquirle (also 6 Reihen), für A. ramosa dasjenige zweizähliger (also 4 Reihen). Auf weiteres Systematische geht er nicht ein. Seine Behauptung ist weder richtig noch falsch, wie aus dem schon Gesagten und dem Folgenden hervorgeht.

Wenn nun kein bestimmtes untrügliches Merkmal zur Speziesunterscheidung vorhanden ist, so sind wir doch nicht so ganz auf subjektives Dafürhalten angewiesen, wie es scheinen könnte: A. antennina ist wohl nie und A. tetasticha sehr selten verzweigt (d. h. bildet neue Hauptstämme), A. ramosa fast stets. Nur A. antennina besitzt eventuell mehr als vierzählige Wirtel; A. tetrasticha sehr selten mehr als zweizählige. Endlich ist auch die Nematophorenanordnung an den Fiedern bei weitaus den meisten derselben an einem Stock die als typisch angegebene, proximal an jedem Fiederchen wohl stets. Praktisch bin ich nur an ganz jungen Exemplaren bezüglich mit Spezieszugehörigkeit nicht ins Reine gekommen.

Mich jetzt zur systematischen Darstellung meiner Resultate wendend, beginne ich mit den Nematophoren, und zwar zunächst mit den

Nematophoren des Hauptstammes.

Bei allen drei Arten scheinen zwei Nematophoren zwischen je zwei Fiedern derselben Längsreihe typisch zu sein, und zwar befindet sich die untere der beiden dicht über der abgegangenen Fieder, die obere auch noch etwas unterhalb des nächst höheren alternierenden Quirls. An jungen Exemplaren und in der oberen Region älterer ist oft nur eine dieser Nematophoren anzutreffen.

Vier bis sechs Nematophoren, die einmal am oberen Ende einer A. tetrasticha angetroffen wurden, waren, nach dem Aussehen des ganzen betreffenden Stockes zu urteilen, pathologisch. Bei A. ramosa und antennina habe ich jedoch an anscheinend normalen Exemplaren aus Neapel bei ersterer 3—5 in unbestimmter Ordnung, bei letzterer 3 Nematophoren zwischen 2 Fiedern derselben Längsreihe beobachtet.

Schreiten wir distalwärts vor, so bieten sich am Insertionsende der Fiedern uns Nematophoren dar, die man

Ansatznematophoren

nennen könnte. Es sind die Nematophoren vor dem ersten Perisarkeinschnitt der Fiedern gemeint. Bei A. tetrasticha fand ich stets zwei Paare, bei A. ramosa ein Paar, bei A. antennina beides gleich häufig als das Typische. Doch kommen bei den zwei letztgenannten Arten genug Abweichungen vor: so bei A. antennina distalwärts von einem Paar zwei oder drei einzeln (etwas seitlich) stehende, oder zwei Paare und eine (auch zwei) einzelne; Ahnliches, wenngleich seltener, bei A. ramosa.

Auf den erwähnten Einschnitt folgt nun bei A. tetrasticha mit nur einem Ausnahmefall, bei A. antennina meist, bei A. ramosa fast stets das den ersten Hydranthen tragende Glied des Fiederchens. Im anderen Falle ist noch ein separates, nur mit einer Nematophore besetztes Glied eingeschoben — also bei A. ramosa sehr selten, bei A. antennina bisweilen. — Bei A. antennina wurde als Gegenstück zu diesem Verhalten in seltenen Fällen das gänzliche Fehlen eines Perisarkeinschnittes vor dem ersten Hydranthen beobachtet.

Um die Gonangien, die keiner besonderen Betrachtung bedürfen, gleich hier mit abzuthun, sei erwähnt, daß sie stets seitlich am Abgangsglied der Fieder, zwischen den beiden Nematophorenpaaren, wenn zwei vorhanden, sonst distalwärts von dem einen angeheftet sind; also am Abgang jeder Fieder zwei, in einem Quirl von n Fiedern $2n$. Bisweilen jedoch, namentlich bei A. tetrasticha, schien Regellosigkeit zu herrschen, und es saßen weit mehr als 2 Gonangien an einer Fiederinsertion. Dieses Verhalten erinnert an manche Arten von Plumularia.

Wenn auch nicht gerade das Ende eines Stockes Sitz der Gonangien ist, so läßt sich des weiteren doch keine bestimmte Region desselben als Hauptentstehungsort für dieselben angeben.

Über die

Nematophoren der Fiedern

ist in dem KIRCHENPAUER'schen Citat das Wesentlichste bereits gesagt. Ich zähle sämtliche beobachtete Abweichungen auf. Bei A. tetrasticha wurde nicht selten und zwar, wenn überhaupt, im unteren Stockteil an allen Fiedern, im oberen nur proximal die ramosa-Ordnung beobachtet. Ein großer verzweigter Stock zeigte andererseits im oberen Teil die Anordnung der A. antennina, also zwischen zwei mit Hydranthen besetzten Gliedern ein Zwischenglied mit einer Nematophore. Bei A. ramosa ist nicht ganz selten die distale Einzelnematophore durch einen Einschnitt abgetrennt, also die antennina-Ordnung vorhanden, doch nur im distalen Fiederteil; bisweilen fehlt sie (tetrasticha-Ordnung). Das Normale, die antennina- und die tetrasticha-Ordnung können an demselben Stock vorkommen. Einmal wurde Folgendes beobachtet: ein normales Glied, distal davon ein kleines Glied mit einer Nematophore, weiter distal ein Glied mit fehlender Distalnematophore und dann wieder normale Glieder. Bei A. antennina finden sich bisweilen zwei Zwischenglieder hintereinander mit je einer Nematophore, bisweilen auch ein Zwischenglied mit zwei derselben. Beides und das normale Verhalten kann an demselben Stock auftreten. Fig. 1 giebt eine Ubersicht.

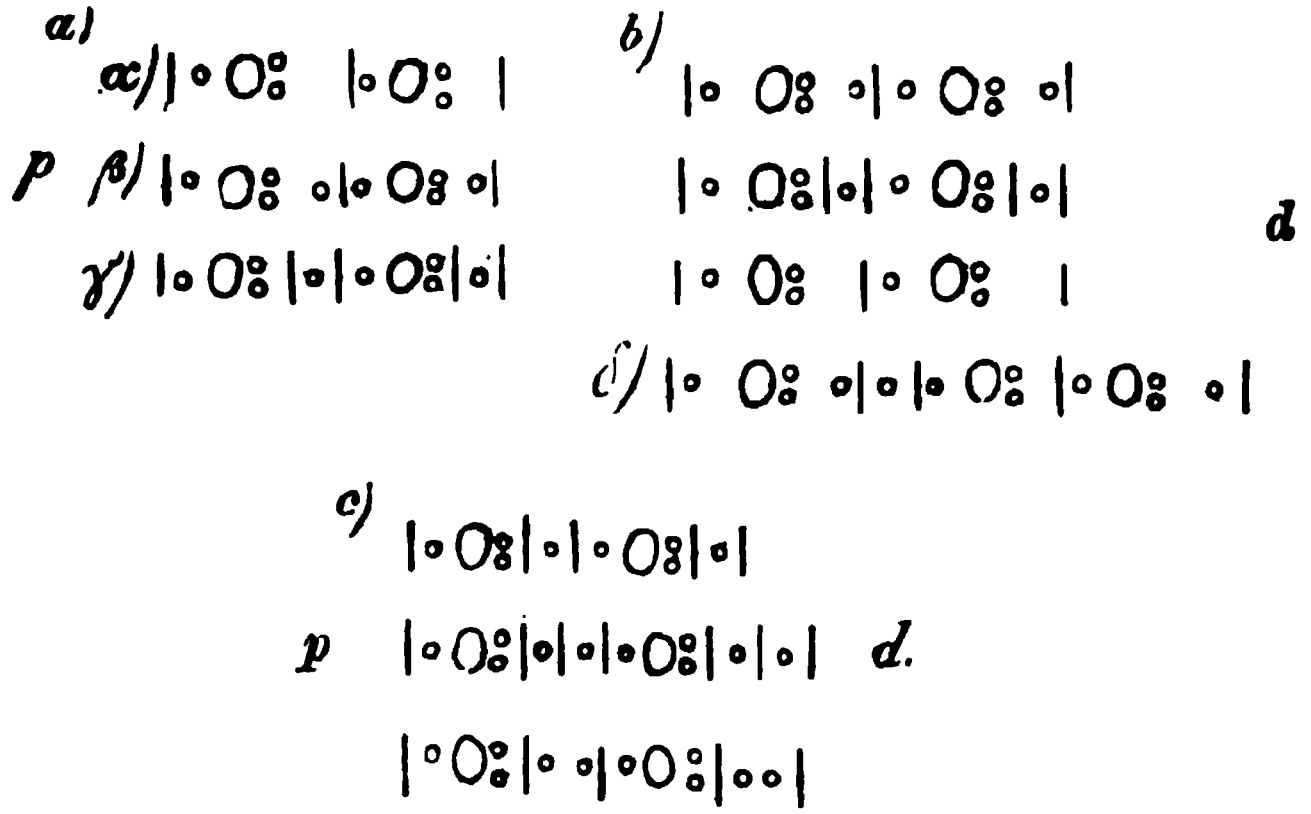


Fig. 1.

Die Variationen der Fiedernematophoren. *a*) tetrasticha, *b*) ramosa, *c*) antennina, α) das typische Verhalten, β, γ) selten und sehr selten, δ) im Text näher erläutert, *p*) proximal, *d*) distal.

Nur so viel über die an den Fiedern beobachteten Variationen; hier wird vorwiegend eine genaue Statistik derselben und die Erforschung ihrer Veranlassungen einzusetzen haben.

Über meine Ansicht hinsichtlich der Natur der Nematophoren habe ich mich im zweiten Teile dieser Studien genugsam ausgesprochen. Dieselbe erhält durch das hier Mitgeteilte eine weitere Stütze.

Bevor wir zum Hauptteil unserer Betrachtungen, der Anordnung der Fiedern am Hauptstamme und dem Verhalten junger Stöcke, gelangen, seien noch einige Punkte kurz erwähnt, die nachher den Gang der Untersuchung stören würden.

Verstärkungsröhren

des Hauptstammes habe ich in ganz derselben Weise wie bei Obelia, Halecium, Plumularia etc. beobachtet bei A. ramosa und tetrasticha, und zwar nicht nur an Stöcken mit neuen Hauptstämmen. Es braucht nicht erwähnt zu werden, daß der röhrige Bau des Hauptstammes aller Antennularien mit diesem Verhalten absolut nichts zu thun hat.

Neue Hauptstämme,

ohne Regel dem Mutterstamm ansitzend, finden sich stets bei A. ramosa, selten bei tetrasticha. Die Fiederordnung der letzteren wird dadurch nicht gestört, vielmehr entspringt der neue Hauptstamm zwischen zwei Fiedern eines Wirtels in gleicher Höhe mit ihnen. Daß zu seiner Bildung mehrere der Röhren des Mutterstammes Seitenröhren entsenden, und daß er mit jenem den gleichen Bau zeigt, ließ sich erwarten. Bisweilen entspringen zwei neue Hauptstämme aus demselben Quirl. Bezüglich der Fiedern an unseren Gebilden sei vorgreifend bemerkt, daß, falls sie, wie meist, im proximalen Teil dekussiert stehen, das erste Paar in die durch beide Hauptstämme gelegte Ebene fällt.

Seitenzweig zweiter Ordnung.

So nenne ich ein einmal von mir bei A. tetrasticha beobachtetes, auch von Allman und Dalyell an anderen Spezies (u. a. ramosa) erwähntes Gebilde:

An einem — zufälligerweise mit der anomalen distalen Nematophore besetzten — Gliede eines Hydrocladium wuchs am Orte des Hydranthen statt dieses ein Ast heraus, seine typisch gebildeten Polypen und Nematophoren in den von ihm und dem Mutter-

ast gebildeten spitzen Winkel hineinwendend. Bisweilen sollen diese Gebiide für alle Polypen eines — dann verlängerten — Hydrocladium vorkommen und, sich abwechselnd rechts und links wendend, den Anschein einer Plumularia erwecken (DALYELL). Eine Darstellung meines Befundes giebt schematisch Fig. 2.

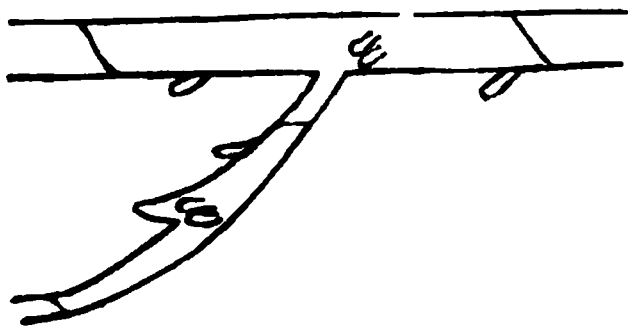


Fig. 2.

Seitenzweig zweiter Ordnung bei A. tetrasticha.

Die paarigen Nematophoren sind der Deutlichkeit wegen in falscher Lage gezeichnet.

Ebenfalls als Seitenzweig 2. Ordnung zu bezeichnen, doch mit dem beschriebenen Vorkommnis nicht vergleichbar ist ein bei einer noch plumularoiden (s. u.), ganz jungen A. ramosa beobachteter Fall: hier wuchs zwischen den Nematophorenpaaren des Ansatzgliedes einer Fieder seitlich ein Seitenzweig heraus, seine Polypen, wie sein Mutterzweig, nach oben wendend. Wir werden hier an die Tertiärknospenbildung, die wir anderen Orts beobachteten, erinnert (falls wir nämlich den zweiten Hydranthen jeder Fieder die Secundärknospe des ersten nennen wollen.)

Indem wir uns nunmehr der Anordnuug der Fiedern am Hauptstamm und der successiven Entstehungsweise dieser Anordnung zuwenden, betreten wir dasjenige Gebiet unserer Betrachtungen, das allein eigentlich den Namen Tektonik verdient: wir haben hier mit der mannigfaltigen Kombination einer Einheit zu rechnen. Diejenige Stufe der Analyse, welche bei unseren Sertularidenbetrachtungen etc. möglich war, wird jedoch naturgemäß das Vorliegende nicht erreichen können.

Die normale Anordnung ausgebildeter Stöcke und ihre plötzliche Anderung.

Ich betrachte im Folgenden die Fiederanordnung vom Beginne typischer, nicht mehr gestörter Wirtelbildung an und die plötzliche, ohne Störung des vorangehenden Verhaltens auftretende Zahlvermehrung der Wirtelkomponenten.

Bekanntlich sind unsere 3 Spezies (wenn nicht alle Antennularien) im ausgebildeten Zustande durch die Anordnung der Fiedern in alternierenden Wirteln oder Quirlen ausgezeichnet, deren Konstituenten jedoch bisweilen nicht in genau gleicher Höhe entspringen; in diesem Falle nenne ich den Wirtel „aufgelöst“. Dies vorausgeschickt, ist nur noch die Zahl der Wirtelkonstituenten

von Interesse. Diese kann durch den ganzen Stock — von dem oben bezeichneten Punkte aus — konstant sein, dann verdient derselbe die Bezeichnung „ausgebildet“ (d. h. typisch wie eine Antennularia), er verdient noch nicht diejenige „erwachsen“. Letzteres Prädikat scheint stets eine Vermehrung der Wirtelglieder nach oben zu einzuschließen, die plötzlich vor sich geht, nämlich derart daß, wenn der a^{te} Wirtel n Glieder enthält, der $a+1^{te}$ deren $n+m$ besitzt. Eine bestimmte Beziehung der Glieder der beiden betrachteten Wirtel, die natürlich ohne Vermehrung der Zahl alternieren würden, habe ich nicht zu entdecken vermocht. Ein erwachsener Stock besteht demnach, von der Stelle, wo er ausgebildet ist, nach oben gerechnet, aus mehreren Regionen, die durch n, $n+m$, $n+m+p$ etc. Wirtelkonstituenten charakterisiert sind.

Am einfachsten ist die Sache bei A. tetrasticha: man findet stets 2 Konstituenten der Wirtel, diese also geordnet wie die Blätter der Labiaten (dekussiert), nur daß die 4 Längsreihen 2 recht stumpfe und 2 recht spitze Winkel statt 4 rechter bilden. Ob man Stöcke mit dieser Anordnung schon als erwachsen bezeichnen darf, vermag ich nicht zu sagen, jedenfalls habe ich an Haupt- und starken Neuhauptstämmen verzweigter Exemplare plötzlichen Übergang in dreigliedrige Quirle konstatiert, einmal eine kurze Region mit solchen zwischen Regionen mit zweigliedrigen. Das Zahlenverhältnis 2—3 (im letzterwähnten Falle 2—3—2) würde also für A. tetrastichа charakteristisch sein.

Nach diesen Erläuterungen brauche ich für A. ramosa nur die Zahlenverhältnisse anzugeben; es sind: 2—3—4 (auch stets an neuen Hauptstämmen) oder 2—4. Es scheint, daß nur Stöcke mit oben vierzähligen Quirlen als erwachsen anzusprechen sind; andrerseits scheint der Stock im ersten Stadium als typische Antennularia noch niemals vierzählige, vielmehr wohl stets nur zweigliedrige Wirtel zu besitzen. Erwähnt sei, daß bei jungen Stöcken der letzten Art die Fiedern eines Quirles bisweilen nicht gegenüber befindlichen, sondern nebeneinander verlaufenden (wennschon den durch stumpfe Winkel getrennten) Längsreihen angehören.

Bei A. antennina habe ich durch große ausgebildete Stöcke hindurch Quirle mit 7, 6, 5, 4, 3, ja auch 2 Fiedern konstant gefunden [1]); ich wage nicht, irgend eine dieser Zahlen als charak-

1) Hamann und Hincks haben also beide Recht; vgl. Hamann. Pieper's Versuch, je nach Zahl der Quirlkonstituenten neue Arten aufzustellen, halte ich für [illegible] und derselbe Stock könnte dann bisweilen drei verso[illegible]ven.

teristisch für den erwachsenen Stock hinzustellen. Ich beobachtete Übergänge nur zwischen den Zahlen 2 und 3, also 2—3; bei einem Neapler Exemplar jedoch einmal über dreigliedrigen Quirlen wieder zweigliedrige, also 3—2.

Bemerkt sei, daß an der Varietät Figur 1 c, β zwei- und viergliedrige Quirle zur Beobachtung gelangten.

Jugendliche Stöcke.

Von Stöcken, die noch nicht die für Antennularia typische Wirtelanordnung haben, vielmehr durch irgend eine Abweichung sich als noch unentwickelte dokumentieren, stets aber durch den aus Röhren gebildeten Hauptstamm sich als Antennularien erweisen, habe ich eine große Zahl untersucht.

Ich erwähne zunächst 3 Gebilde, deren Artzugehörigkeit sich nicht sicher feststellen ließ, da kein Hydrocladium ausgebildet war, von denen ich das erste der A. antennina, die beiden anderen der A. tetrasticha zuweisen möchte (namentlich auf Grund des Fundorts).

Das erste besaß noch keinen Hydranthen, der Stamm zeigte 4 Längsreihen Nematophoren, in zweien (gegenüber liegend) 4—6, in den beiden andren je 2; in einer der letzteren, ungefähr in der Mitte des ganzen, beginnt ein Ast hervorzusprossen.

Das zweite zeigte 3 nahezu alle in gleicher Ebene liegende zweigliedrige Quirle (wenn man die Ansätze zu Hydrocladien so nennen will), d. h. 3 gegenständige Polypenpaare.

Das dritte war mit 2 seitlichen und einer vorderen, also mit 3, aber nicht symmetrisch verteilten Längsreihen von Polypen ausgestattet, deren Konstituenten die in Figur 3 angedeutete Anordnung besaßen; über jedem saßen 1 oder 2 Nematophoren. Diese Form läßt sich vielleicht als eine plumularoide auffassen, die schon früh schwache Versuche macht, Dekussation zu beginnen.

Fig. 3.

Schema des Hydrocladienansatzes am Stamme einer ganz jungen A. tetrasticha (?).

Indem ich nunmehr zu solchen Jugendformen übergehe, die eine klare Deutung zulassen, beginne ich mit denen der A. antennina, als den einfachsten.

Im Wurzelgeflecht bemerken wir eine besonders dicke Röhre, welche einer anderen den Ursprung giebt, beide beginnen dicht

hinter der Abgangsstelle mit der Bildung nahezu rechtwinklig dekussierter zweigliedriger Quirle. Der Stock ist also von Anfang an ausgebildet. Bei einem anderen sehr jungen Stock nahm ich über einer Region mit Dekussierung eine kurze Strecke weit eine Auflösung der Quirle wahr, d. h. es blieben die 4 Längsreihen erhalten, die 2 Konstituenten jedes Quirles waren in der Längsrichtung auseinandergerückt, standen also einzeln.

Nur einmal habe ich das bei den beiden andren untersuchten Spezies häufig vorkommende Verhalten bei einer jungen A. antennina konstatiert, nämlich eine Anordnung der Fiedern, wie man sie bei einer typischen Plumularie antrifft; nur der mehrröhrige Stamm beugt einer Verwechslung vor. Ich nenne dieses Stadium plumularoïd und wende mich sogleich zur Betrachtung seines Vorkommens bei A. ramosa und tetrasticha.

Bei ersterer Form habe ich Stöcke beobachtet, die, 2—3 cm lang, durchaus einer Plumularie glichen, und solche, bei denen im oberen Teil mit plötzlichem Übergang Dekussationsstellung auftrat. Zweimal traten bei einem durchaus plumularoïden Stock Störungen der Alternanz auf (d. h. 2 Äste übereinander an derselben Seite) und ferner an einer Stelle ein überzähliger Ast senkrecht zur Stockebene; vielleicht — wie auch bei jenem oben erwähnten ganz jungen Stock — ein Zeichen der bald beginnenden Dekussation. Doch ist der plumularoïde Beginn für A. ramosa nicht notwendig: ich habe ganz junge Stöcke mit — freilich im Gegensatz zu den jungen A. antennina-Exemplaren sehr in eine Ebene gedrängten — typischen zweigliedrigen alternierenden Quirlen und auch solche mit den erwähnten aufgelösten Quirlen (also doch 4 Längsreihen) beobachtet; hier trat bisweilen Alternanzstörung auf. Schließlich habe ich ein Exemplar mit im übrigen typischer Dekussation gesehen, bei welchem bisweilen 2 Aste dicht nebeneinander (in gleicher Höhe) an Stelle eines abgingen. Ich fasse dies als versuchte Bildung dreigliedriger Quirle auf, wenn ich so sagen darf.

Viele der Jugendexemplare von A. ramosa besaßen Verstärkungsröhren; alle 2 oder (nach oben zu) 1 Stammnematophoren, und allen bis auf eines fehlte das mit nur einer Nematophore besetzte abgegliederte Anfangsglied der Fiedern. Bei der einen Ausnahme war es an 4 der vorhandenen 8 Fiedern zugegen und fehlte an den übrigen: eine gute Illustration der oben berührten Verhältnisse.

Bei A. tetrasticha ist der Übergang des plumularoïden in das ausgebildete Stadium besonders gut zu analysieren. Die Fiedern nehmen an beiden Seiten, dabei gleichzeitig schon ein wenig zu Paaren zusammenrückend, verschiedene Lage in Bezug auf den Umfang ein, es entstehen also 4 Längsreihen; dann folgt die Bildung der typischen Dekussation. Bisweilen kommen Stadien zur Beobachtung, bei denen zunächst nur eine Seite der Fiedern verschiedene Umfangslage einnahm, also nur 3 Längsreihen entstehen auf eine Strecke hin. Bisweilen findet oberhalb einer typischen Quirlstrecke wieder eine Auflösung [1]) und dann nach einigem Verlauf wiederum ein Zusammenrücken statt. Alternanzstörungen sind, namentlich dicht unterhalb der typischen Quirlregion, nicht selten; sind bereits 4 Längsreihen formiert, so stehen die 2 dicht übereinander befindlichen Fiedern in derselben.

Diesen Verhältnissen schließen sich bei A. tetrasticha gewisse, an schon völlig ausgebildeten Stöcken beobachtete Fälle im Bildungsprinzip an, welche den Übergang zur Bildung dreigliedriger Quirle darzustellen scheinen; gesehen habe ich letztere als definitives Bildungsresultat nur in wenigen Fällen. In einer Längsreihe (4 sind vorhanden) werden in jedem zweiten ihr angehörigen Platze statt einer zwei Fiedern gebildet, die in demselben Durchschnittskreise gelegen sind: es entstehen somit 5 Längsreihen. Tritt diese Erscheinung nun auch an der anderen Seite (die Längsreihenebenen schneiden sich nie rechtwinklig) des Stockes am Platze von Fiedern der anderen Quirlserie auf, so sind 6 Längsreihen vorhanden, und es braucht nur noch eine symmetrische Verteilung der Fiedern in Bezug auf den Umfang Platz zu greifen, so haben wir typische dreigliedrige Quirle. Doch beobachtete ich die Bildung letzterer auf die beschriebene Weise nur ein paar Mal; gewöhnlich (überhaupt nur selten) ging die Entstehung derselben plötzlich, wie oben geschildert, von statten. Die Bildung von 5 Längsreihen schlägt häufig auch nach kurzer Dauer wieder in typische Dekussation zurück.

Hiermit sind meine Beobachtungen an Jugendstöcken sowie an Antennularia überhaupt erschöpft.

Aus der Litteratur citiere ich nur noch eine Bemerkung Kirchenpauer's, der zufolge, wie richtig, bei jungen Stöcken von A. antennina nicht immer Quirlbildung statthaben soll. — A. Janini hätte ich gern untersucht; wie weit das über die Anord-

1) In dieser Region einmal Gonangien.

nung ihrer Fiedern Mitgeteilte richtig ist, vermag ich nicht zu sagen. Wenn es sich als thatsächlich herausstellte, so läge hier eine wesentliche Abweichung vom Verhalten der übrigen Arten vor.

Ich stelle die Hauptpunkte des Baues der Antennularia nochmals zusammen:

1. Der Hauptstamm ist gebildet durch eine unbestimmte Zahl regellos kommunizierender, von Ekto- und Entoderm umschlossener Röhren.

2. Die Fiedern sind in alternierenden Quirlen angeordnet von für die einzelnen Arten in bestimmten Grenzen schwankender Zahl, die mit dem Alter des Stockes zunimmt.

3. Eine Beziehung der Zahl der Röhren zu derjenigen der von den Fiedern gebildeten Längsreihen existiert nicht.

4. Die Jugendform der Antennularien ist meist plumularoïd gebaut.

Für theoretische Betrachtungen wertvolles Neue dürften wir aus dem Studium der Antennularia nicht gelernt haben. Um solche an Beobachtes anzuknüpfen, waren die aus deutlichen Einheiten gebildeten Polypen, die früher von uns behandelt wurden, weit geeigneter; ich verweise deshalb auf den allgemeinen Abschnitt des zweiten Teiles meiner Studien, zumal ich bald an anderem Orte das dort Angeregte weiter ausführen werde.

Die Anordnung der Fiedern von Antennularia auf mechanische Prinzipien im Sinne von Schwendener's Blattstellungstheorie zurückzuführen, ist nicht möglich. Sollte der Zerfall des Gastralschlauches in Röhren mechanisch verständlich sein, um mich dieses in der Biologie so vieldeutigen Ausdrucks zu bedienen?

Was unsere tektonischen Studien als eine wohl nicht unlösbare Aufgabe aufgestellt haben, ist die Ermittlung derjenigen Faktoren, die in gewissen Fällen bei mehrfachen Entwicklungsmöglichkeiten das Hervortreten einer derselben veranlassen. Auch hierüber vergleiche man das Allgemeine im ersten und zweiten Teil.

Den Herren an der zoologischen Station zu Plymouth sowie Herrn Dr. Buccich in Lesina meinen aufrichtigen Dank für ihr freundliches Entgegenkommen.

Zürich, den 18. Oktober 1890.

Die Stammesverwandtschaft der Mollusken.

Ein Beitrag zur Phylogenie der Tiere.

Von

Johannes Thiele.

Allgemeine phylogenetische Grundsätze.

In den letzten Jahrzehnten sind phylogenetische Probleme von zahlreichen Zoologen erörtert worden, und es ist unbestreitbar, daß wir seit den ersten einschlägigen Versuchen in der Kenntnis der verwandtschaftlichen Beziehungen der Tiere erheblich weiter gekommen sind. Trotzdem sind viele dieser Erörterungen gar sehr dazu angethan, solche Bestrebungen in Mißkredit zu bringen; wird doch häufig von zwei Tiergruppen bald die eine, bald die andere für die Elternform erklärt, so daß es scheinen möchte, als gäbe es gar keine Kriterien für die Entscheidung stammesgeschichtlicher Fragen. Die subjektive Meinung spielt sicherlich eine zu große Rolle, es fehlt an allgemein anerkannten Ausgangs- und Anknüpfungspunkten, man stellt sich oft die Stammesentwickelung in einer merkwürdig komplizierten Weise vor, und so läßt denn der heutige Stand unserer phylogenetischen Erkenntnis an Klarheit recht sehr viel zu wünschen übrig.

Es scheint mir sicher, daß die Erörterung stammesgeschichtlicher Probleme nur einen Weg gehen darf, denselben, welchen die Natur gewählt hat, um die ganze gewaltige Mannigfaltigkeit der Lebewesen zu erzeugen. Sollte es hier nicht möglich sein, Grundsätze zu finden, nach welchen die Phylogenie der Tiere fortgeschritten ist, Grundsätze, welche allgemein anerkannt werden müssen als Unterlage aller Spekulation über die Entwickelung der Tierstämme? Ich halte es für sehr wichtig, über solche Grund-

sätze Klarheit zu schaffen und ihrer eine möglichst große Zahl ausfindig zu machen, um durch sie von recht vielen Seiten eine Beleuchtung der dunklen Punkte zu erzielen. Es ist dazu sicherlich das Zusammenwirken vieler Kräfte erforderlich, indessen soll hier ein Anfang gemacht werden, eine Anzahl allgemeiner Grundsätze zusammenzustellen, welche an sich nicht neu, aber zum Teil gewiß wenig oder gar nicht bei der Erörterung der so interessanten Fragen aus der Stammesgeschichte in Anwendung gekommen sind.

Einer dieser Grundsätze freilich macht eine Ausnahme, er ist mit mehr oder weniger glücklichem Erfolge oft angewendet worden, ich meine das biogenetische Grundgesetz. Trotz seiner unzweifelhaften Richtigkeit ist dasselbe doch wiederholt Ursache grober Irrtümer gewesen, hauptsächlich weil man auf ihm allein fußend Ähnlichkeiten zwischen Larven und finalen Zuständen hat auffinden wollen, welche als Homologien gedeutet wurden, statt als bloße Analogien, weil man lediglich gewisse ontogenetische Verhältnisse berücksichtigte und nicht danach fragte, ob die vergleichende Anatomie zu denselben Ergebnissen führt.

Die Ontogenie kann uns ebensowenig ein vollständiges Bild der Phylogenie geben, wie die Anatomie oder ein anderer Zweig der zoologischen Wissenschaft für sich allein, es müssen vielmehr, soweit das praktisch irgend durchführbar ist, alle Disziplinen mitsprechen. Deshalb halte ich es für durchaus verwerflich, wenn man behauptet hat, die Ergebnisse der vergleichenden Anatomie brauchten gar nicht mit denen der Entwickelungsgeschichte übereinzustimmen, da die letztere allein ganz sichere Resultate liefere. Das Verhältnis dieser beiden Hauptzweige der Morphologie ist derart, daß die vergleichende Anatomie den Fortschritt der höheren Form, die Ontogenie den zurückgelegten Weg, freilich meist nur teilweise und in unklarer Art, erläutert. In verschiedenen Fällen kann bald die eine, bald die andere von größerer Wichtigkeit sein, die Anatomie dann, wenn durch Zwischenformen die Kluft zwischen den zu vergleichenden Gruppen in genügendem Maße ausgefüllt ist, die Ontogenie, wenn das nicht der Fall ist, wenn eine Tiergruppe so von anderen verschieden ist, daß die vergleichende Anatomie keine sicheren Anknüpfungspunkte gewährt. Immer müssen aber die Ergebnisse beider in vollstem Einklange stehen. Das paläontologische Archiv verweigert ja leider jede Auskunft über den Zusammenhang der verschiedenen Tierstämme.

Während das biogenetische Grundgesetz in erster Linie in der entwickelungsgeschichtlichen Forschung Anwendung finden muß, sind andere Grundsätze hauptsächlich von der vergleichenden Anatomie zu gebrauchen. Eine Anzahl von Gesetzen, welche in kleineren Formenkreisen Giltigkeit haben, sind von geringerem allgemeinem Interesse; dagegen giebt es auch solche von grösserer Wichtigkeit, die sich über die ganze Entwickelungsreihe der Tiere ausdehnen, wenn sie auch natürlich nicht überall zur Geltung kommen und manchmal wie die meisten Grundregeln Ausnahmen erleiden mögen.

In erster Reihe steht das folgende Gesetz: **Mangel an Centralisation der Organe ist ein Kennzeichen primitiver Zustände.**

Das scheint mir aus der Art der Entstehung der Organe in Folge einer Teilung der Arbeit hervorzugehen. Die einzelligen Wesen (Flagellaten), aus deren Kolonien die Metazoen, wie wir noch weiterhin erörtern werden, hervorgegangen sein dürften, haben vermöge der Eigenschaften des Protoplasmas eine Reihe von Verrichtungen, welche in den Kolonien gleichmäßig von allen Individuen versehen werden. Nur das Fortpflanzungsgeschäft kann schon auf bestimmte, von vornherein differente, aber nicht an einzelne Orte gebundene Zellen beschränkt sein; **die Sonderung der Keimzellen von den somatischen Zellen ist daher die erste, welche wir in der phylogenetischen Stufenreihe der Organismen beobachten können.** Das ist ein in mancher Hinsicht noch nicht genügend beachteter Umstand.

Die somatischen Zellen haben die ganze Reihe der übrigen Verrichtungen zu versehen; sie haben, soweit von Flagellaten überhaupt Nahrung aufgenommen wird, das zu besorgen, sie müssen durch ihre Geißeln für Lokomotion sorgen, sie müssen unbrauchbare Stoffe ausscheiden, sie müssen die Gallerte liefern, in der sie stecken, und sie sind sensibel und kontraktil.

Alle diese Eigenschaften werden jedenfalls auch die ältesten Metazoen besessen haben, ohne daß für die einzelnen Verrichtungen schon besondere Organe existierten, die letzteren haben sich eins nach dem andern allmählich ausgebildet. Eins freilich, das erste Organ der Metazoen, unterscheidet diese von den Flagellatenkolonien und muß daher als Charakteristikum schon der ältesten Metazoen angesehen werden, es ist eine verdauende Cavität. Daß diese zuerst ein einfacher Sack gewesen ist, halte ich für weniger

wahrscheinlich, als daß ursprünglich ein unregelmäßiges Hohlraumsystem das Innere der Kolonie eingenommen hat. Dadurch wurde die Nahrungsaufnahme, wenn auch nicht mit einem Schlage, auf die Zellen, welche den Hohlraum auskleideten, beschränkt, und diese verloren nach und nach die Fähigkeit zu anderen Verrichtungen. Weiterhin wurden auch diese auf verschiedene Individuen verteilt; teils entstanden dadurch die Sekrete und Exkrete liefernden Drüsenzellen, teils wandelten sich die Zellen in sensible Sinnes- und rein motorische Geißelzellen um, während andere sich mit benachbarten durch Fortsätze verbanden und in kontraktile Elemente oder auch in reizleitende Ganglienzellen übergingen.

So ist die ganze Summe der angeführten Organe von Metazoen in unmittelbarem Anschluß an die Verrichtungen des Protozoenleibes entstanden. Das ist gewiß klar, vielleicht selbstverständlich; trotzdem will ich diesen Satz hervorheben, weil aus ihm hervorgeht, daß die Urmetazoen schon alle genannten Funktionen von den Flagellatenkolonien ererbt haben und sie daher nicht erst zu erwerben brauchten. In der Klasse der Cölenteraten giebt es in der That keine Organe für weitere Verrichtungen, erst in höheren Tiergruppen treten solche auf. Am wichtigsten unter diesen sekundären Organen sind die vermutlich miteinander entstandenen Respirations- und Cirkulationsapparate Eine bedeutende Rolle spielt auch die Leibeshöhle der meisten Bilaterien.

Es sind also zunächst alle Verrichtungen auf alle Zellen verteilt, von einem Organ ist noch keine Rede, noch weniger von einer Centralisation. Weiterhin sind die Organe bei ihrer ersten Entstehung über den ganzen Körper verbreitet; auch dann ist noch kaum eine Spur von Centralisation vorhanden, während die Arbeitsteilung schon begonnen hat. Erst wenn die Organe bestimmte Stellen im Körper erhalten, regelmäßige Formen annehmen und sich durch weitere Arbeitsteilung mehr vervollkommnen, erst dann wird der ganze Organismus nach und nach centralisiert und zu einem einheitlichen Individuum höherer Ordnung, einem Zellenstaate, erhoben. Dieser Vorgang schreitet sehr allmählich weiter, und noch bis in die höchsten Tierkreise kann man an einigen Organen eine progressive Centralisation beobachten.

Die Hauptbedeutung des genannten Satzes liegt darin, daß man an seiner Hand in der Regel ziemlich sicher primitive Zustände von Rückbildungserscheinungen zu unterscheiden vermag.

Ein paar Beispiele mögen hier Platz finden. Man hat früher die Mollusken von Bryozoen herleiten wollen. Abgesehen von der Unwahrscheinlichkeit in physiologischer Hinsicht, daß aus den festsitzenden und Kolonieen bildenden Bryozoen sich die meist freibeweglichen Mollusken herausbilden sollten — eine Aehnlichkeit mit dem Verhältnis zwischen Polypen und Medusen liegt sicher in keiner Weise vor —, davon und von manchem anderen Punkte abgesehen, zeigen die Bryozoen eine viel größere Centralisation ihrer Organe als viele Mollusken, und daher können diese auf keinen Fall als Nachkommen jener angesehen werden. Es ist unmöglich, das Nervensystem eines Chiton oder einer Muschel von dem einer Bryozoe abzuleiten. Ebensowenig können die Mollusken oder die Anneliden von Rotatorien abstammen, weil auch diese höher centralisirt sind als jene; man müßte außerdem die Neubildung einer ganzen Anzahl von Organen in einer wenig verständlichen Art voraussetzen.

Eine interessante Anwendung findet das angegebene Gesetz in der Frage nach der Abstammung der Chordaten und Vertebraten.

Danach steht im Nervensystem Amphioxus der Urform am nächsten, weil nach Steiner (37) der Neuralstrang und „der Leib des Amphioxus — aus lauter gleichwertigen Metameren“ besteht, worin sich im Vergleich zu Tunikaten und Vertebraten die größte Decentralisation ausdrückt. Bei diesen ist am Vorderende infolge der Ausbildung der Sinnesorgane am Kopfe eine Centralisation eingetreten. Es ist ebenso unmöglich, das Nervensystem des Amphioxus von demjenigen der Tunikaten wie von dem der Vertebraten abzuleiten. Da nun höhere Sinnesorgane bei Amphioxus fehlen, die, wie gesagt, die Veranlassung zur Centralisation am Vorderende abgegeben haben, da dieselben bei Tunikaten und Vertebraten ganz anders gebaut sind als die entsprechenden anderer Tiergruppen, und da endlich das Nervensystem von Chordaten durchaus einheitlich angelegt wird, was bei Anneliden und deren Verwandten nicht der Fall ist, und es doch auch in der That keine Spur einer Durchbohrung vom Schlunde zeigt, die man durchaus hat auffinden wollen, so halte ich es für das einzig Mögliche, anzunehmen, daß die Sinnesorgane am Kopfe erst von den Chordaten erworben, diejenigen ihrer Vorfahren dagegen mit den dazugehörenden Ganglien verschwunden sind. Was diese Vorgänge bedingt hat, ist die Annahme der schwimmenden Lebensweise, verbunden mit einer Umkehrung des Körpers, so

daß die frühere Ventralseite nach oben gewendet wurde. Wir brauchen dann nur eine geringfügige Verschiebung des Mundes anstatt der höchst unwahrscheinlichen Neubildung anzunehmen. Das einheitliche Nervensystem des Amphioxus entspricht sehr gut dem ventralen Teile desselben bei manchen Wirbellosen, namentlich der Bauchrinne von Proneomenia nebst den beiden ventralen Nervensträngeu, welche sich mit dem epithelialen Teile vereinigt und später zu einem Kanale abgeschnürt haben. Daß „eine auffallende Aehnlichkeit zwischen dem Verhalten des neurenterischen Kanals bei den Wirbeltieren und demjenigen des Blastoporus und der Bauchrinne — von der Larve von Chiton“ besteht, hat schon BALFOUR (1, Bd. II, p. 291 Anm.) hervorgehoben, und dieser Rinne der Chitonlarve entspricht die bleibende von Proneomenia vollkommen.

Es könnten noch zahlreiche Beispiele angeführt werden; ich will aber statt dessen auf ein solches hinweisen, welches beweist, daß man auch hier ohne Anwendung einer gewissen Kritik zu falschen Resultaten kommen kann. GEGENBAUR führt bei den Echinodermen aus, daß die Asteriden die größte Decentralisation der Organe zeigen, und nimmt daher mit HAECKEL an, daß sie aus Stöcken gegliederter Würmer entstanden sind und die übrigen Echinodermen haben aus sich hervorgehen lassen. Durch neuere Forschungen scheint diese Hypothese als unrichtig erwiesen zu sein. Statt dessen wird angenommen, daß alle Echinodermengruppen sich nach verschiedenen Seiten hin von einer festsitzenden Urform aus entwickelt haben. Diese Urform ist wahrscheinlich in mancher Hinsicht, z. B. im Nervensystem, ähnlich decentralisiert gewesen wie die Asteriden, während andere Organe, welche ursprünglich einfach waren, in der That bei letzteren in die Arme aufgenommen und so decentralisiert sein mögen.

Ein weiterer Grundsatz ist dieser:

Hautflimmerung und deren Verwendung zur Ortsbewegung ist ein primitives Verhalten, Cuticularisierung der Haut und durch Muskelthätigkeit bewirkte Lokomotion ein höheres. Dazu sollen weiterhin Beispiele angeführt werden. Hier will ich nur bemerken, daß die durch Wimpern bewirkte Fortbewegung auf die ältesten Metazoen bereits von Flagellatenkolonieen vererbt ist. Freie Larven der niederen Tierstämme bewegen sich stets durch die meist in charakteristischer Weise angeordneten Wimpern und

weisen deutlich auf die Ursprünglichkeit dieser Lokomotionsart hin.

Sodann ist als ein wichtiges Gesetz anzuführen, daß Zwittrigkeit ein primitives Verhalten ist, woraus sekundär die Trennung der beiden Geschlechter hervorgegangen ist. Auch hierfür werden wir im Laufe der folgenden Erörterung Beispiele kennen lernen.

Dieser Satz ist zwar im allgemeinen anerkannt, aber kaum zu praktischer Bedeutung gelangt, weil man bereits an der Wurzel des Metazoenstammes eingeschlechtliche Tiere fand, aus denen die höheren Gruppen hermaphroditischer Tiere hervorgegangen sein sollen. Es ist zwar sicher, daß einzelne hermaphroditische Tiere von eingeschlechtlichen abstammen, aber man wird doch mehr als bisher darauf achten müssen, ob in den einzelnen Fällen nicht die Zwittrigkeit das primäre Verhalten ist, namentlich wo diese in einer Gruppe allgemein verbreitet ist.

Je allgemeiner die angegebenen Grundsätze angenommen werden, desto sicherer wird ihre Anwendung in phylogenetischen Fragen sein, und je mehr ihre Zahl zunimmt, desto bestimmter werden diese Fragen entschieden werden können.

Der erste grundlegende Versuch einer Stammesgeschichte der Tiere, derjenige Haeckel's, ist noch heute an vielen Punkten anerkannt, während er an anderen erklärlicherweise im Laufe der Zeit modifiziert werden mußte. Er zeigt im Ganzen so viel Zusammenhang, daß sich ihm in dieser Hinsicht kaum ein späterer an die Seite stellen kann.

Namentlich die Anfänge der Metazoengeschichte werden auch jetzt gewöhnlich in Haeckel's Sinne angesehen. Man sieht in der Hydra einen sehr primitiven und der Urform der Metazoen nahestehenden Organismus. Aus einem solchen nimmt man die Entstehung der übrigen Hydrozoen, weiterhin der Scyphozoen an, und aus Hydromedusen durch Vermittelung der Cladonemiden sollen die Ctenophoren hervorgegangen sein. An die Hydra schließen sich einige höchst einfache Organismen, welche mit jener als Gastraeaden zusammengefaßt werden. Diese sollen, wie es scheint, Übergänge zu anderen Tiergruppen, namentlich zu den Spongien, darstellen.

Daß einige Punkte dieser Anschauung unklar, andere als irrig bereits nachgewiesen sind, halte ich für zweifellos. So ist das Verhältnis der Spongien zu den Polypen ein wesentlich anderes, wie hauptsächlich aus HEIDER's wertvoller Arbeit über die Entwickelung der Oscarella lobularis (17) hervorgeht. Daß die darin mitgeteilten Ansichten durchaus annehmbar sind, wird kaum zu bestreiten sein; dieselben müssen indessen auch auf die Anschauungen von den Verwandtschaftsbeziehungen der Cnidarier und der Ctenophoren einen umgestaltenden Einfluß ausüben, wenn man nur der Frage näher zu kommen sucht, wo der Anknüpfungspunkt der Poriferen an den Cölenteratenstamm liegen mag.

Es ist aus der Entwickelungsgeschichte der Spongien klar geworden, daß sie sich nicht in solcher Weise, wie früher angenommen wurde, an die Polypen anschließen, weil die zur Festsetzung verwendeten Körperpole in beiden Gruppen sich nicht entsprechen, und weil das Osculum der Schwämme eine sekundäre Bildung ist, nicht homolog dem Munde der Polypen. Daher werden die zu den Spongien gehörenden Gastraeaden jedenfalls von den übrigen abzutrennen sein, denn durch bloße Analogie ist ihre Zusammenstellung doch kaum zu rechtfertigen.

Es bleiben als Gastraeaden zu bezeichnende Tiere — von den Dicyemiden vorläufig abgesehen — die Hydra und ihre Verwandten, deren Ursprünglichkeit als richtig vorausgesetzt. Solange man diese annimmt, wird man auch eine schwimmende Urform voraussetzen müssen, von welcher Hydra abstammt, die „Gastraea". KLEINENBERG, welcher doch auch auf diesem Standpunkte steht, scheint mir daher nicht sehr logisch zu verfahren, wenn er sich gegen die Annahme einer Gastraea als eines Urmetazoons wendet.

Erst dann, wenn man der Hydra eine andere Stellung in der Stammesgeschichte der Tiere anweist und dieselbe als eine sekundär vereinfachte Form darstellt, erst dann kann man an Stelle der Gastraea die primitivsten Cölenteraten einsetzen, welche als Stammformen der gesammten Metazoen gelten können.

Unter den Theorien, welche die Entwickelung des Bilaterienstammes erklären wollen, erfreut sich namentlich eine einer großen Beliebtheit, die HATSCHEK'sche Trochophoratheorie (16). Diese nimmt nicht nur die Gastraea, sondern noch ein zweites Schema, das Trochozoon, an. Die Bilaterien sollen mit den übrigen Metazoen, also den Cölenteraten, nur die Gastraea gemein haben — was ist damit für die Phylogenie gewonnen? Ich glaube recht wenig. Wohin gehören die Coeloplana und Ctenoplana?

Aus einer Gastraea hat sich nach HATSCHEK das Trochozoon entwickelt, welches mit den Rotatorien am nächsten verwandt ist — welch ein Sprung über eine ungeheure Kluft, welche durch keine Uebergangsform nur annähernd ausgefüllt wird! Und ein ähnlicher Sprung dann wieder vom Trochozoon zu Anneliden! Sollten wirklich so wenig Zwischenformen am Leben geblieben sein, daß der Phylogenetiker derartig gewagte Sprünge ausführen muß? Wie leicht kann man dabei zu Falle kommen!

Nicht besser ist die von KLEINENBERG aufgestellte Trochophoratheorie. Der Unterschied ist hauptsächlich der, daß statt der Gastraea ein „medusenartiger Cölenterat" eingesetzt wird, und zwar dem Ringnerv der Trochophora zuliebe. Das Trochozoon wird auch von KLEINENBERG als Uebergangsstadium angenommen.

Erklärlicherweise hat KLEINENBERG ebensowenig wie HATSCHEK versucht, den fortlaufenden Weg anzudeuten, welchen die Stammesgeschichte der Anneliden, um die es sich ja in erster Reihe handelt, eingeschlagen hat. Hätten sie das gethan, so würde ihnen die Unwahrscheinlichkeit ihrer Hypothese vermutlich bald aufgestossen sein.

Wir besitzen längst eine Theorie, welche nur fortgesetzt zu werden braucht, um eine durchaus befriedigende Lösung des Problems einer Stammesgeschichte der Tiere zu gewähren, eine Theorie, welche den Angelpunkt der Frage erläutert: den Übergang von Cölenteraten zu Bilaterien; es ist die hauptsächlich von ARNOLD LANG (26 u. 27) vertretene Anschauung, daß die Polycladen, namentlich durch Vermittelung der merkwürdigen Coeloplana und Ctenoplana, sich eng an die Ctenophoren anschließen. Der Wert dieser Theorie konnte nur darum unterschätzt werden, weil man bisher weder nach unten noch nach oben hin in ganz befriedigender Weise eine Fortsetzung versucht hat. Man ist sich über das Verhältniss der Ctenophoren zu den anderen Cölenteraten noch durchaus unklar und ebenso über die Beziehung der Polycladen zu den übrigen Bilaterien.

Das ist der Zweck der folgenden Auseinandersetzungen, zunächst die Stellung der Ctenophoren klarzulegen und sodann die Frage zu beantworten, welches die Vorfahren der Trochophoratiere, der Mollusken und Anneliden, sind, wenn man nicht allein die Ontogenie, sondern auch die vergleichende Anatomie berücksichtigt und dabei die früher angegebenen allgemeinen Gesetze der Betrachtung zu Grunde legt.

Entwickelung von Cölenteraten aus Flagellatenkolonien.

Derjenige Organismus, welcher das Urmetazoon hat aus sich hervorgehen lassen, wird gewiß so vervollkommnungsbedürftig und zugleich so vervollkommnungsfähig gewesen sein, daß weder er noch ein ihm ähnliches Wesen sich durch die ungeheuren Zeiträume, in denen die Erde von Metazoen bevölkert ist, sich erhalten hat. Daher trennt eine weite und schwer zu überbrückende Kluft die primitivsten Formen der Metazoen von ihren heute lebenden Vorfahren. Trotzdem werden wir unter diesen diejenigen bezeichnen können, welche in der Richtung auf die Metazoenorganisation hin am weitesten entwickelt sind, und aus denen daher am wahrscheinlichsten ein Urmetazoon hervorgehen konnte.

Als solche werden unstreitig Volvox-ähnliche Flagellatenkolonien bezeichnet werden müssen, und diese haben daher vermutlich den Ausgangspunkt gebildet für die Entwickelung des ersten Metazoons. Das scheint auch die am meisten verbreitete Anschauung zu sein. Es ist in der Organisation dieser Kolonien hauptsächlich zu betonen, daß die epithelartig angeordneten Geißelzellen durch basale Fortsätze miteinander verbunden sind; dadurch wird ein inniger Zusammenhang der einzelnen Zellen bewirkt und in der Folge eine Arbeitsteilung ermöglicht. Ein ebenso wichtiger Umstand ist die Differenzierung von Körperzellen und Fortpflanzungszellen; ein entsprechendes Verhalten ist für die Metazoen nicht nur theoretisch behauptet, sondern für viele derselben wirklich nachgewiesen worden.

Während nun aber die oberflächlichen Zellen einer solchen Flagellatenkolonie mit Chlorophyll ausgestattet und deshalb auf organische Nahrung wenig oder gar nicht angewiesen sind, sind die Metazoen der Regel nach gezwungen, organische Stoffe zu ihrer Ernährung aufzunehmen; Chlorophyllmangel, verursacht durch äußere Lebensbedingungen, mag wohl den Anstoß zu ihrer weiteren Entwickelung gegeben haben. Mit dem Bedürfnis der Nahrungsaufnahme hat sich allmählich das erste Hauptorgan der Metazoen ausgebildet, die Gastralhöhle — auf welche Weise, darüber wird hin und wider gestritten, und es ist schwer, ein entscheidendes Moment dafür oder dagegen beizubringen, daß die Höhlung durch Einstülpung oder auf andere Weise entstanden ist. Jedenfalls mußte eine Höhlung für die Nahrungsaufnahme von größter Be-

deutung sein und ihrem Besitzer das Übergewicht über seine Verwandten sichern.

Wenn dieser Schritt einmal gethan ist, so werden auch sehr bald weitere Veränderungen eingetreten sein. Der Körper hat eine Achse erhalten, welche durch die Mitte der Mundöffnung geht, und zwei Pole; infolgedessen wird die Ortsbewegung eine bestimmte Richtung angenommen haben; aller Wahrscheinlichkeit nach mußte im Anfange der aborale Pol vorangehen, da sonst das Wasser sich in dem weiten und nicht verschließbaren Hohlraume stauen und die Bewegung zu sehr erschweren mußte. Weil der aborale Pol infolgedessen mit den Fremdkörpern zuerst und hauptsächlich in Berührung kam, werden die Geißeln an demselben häufig sensible Funktion erhalten haben, und ihre Zellen bildeten sich zu spezifischen Sinneszellen um.

Nunmehr wäre ein Organismus entstanden, der ungefähr Kugelform besitzt, sich durch Geißeln bewegt und an dem der Mundöffnung entgegengesetzten Pole mit Sinneszellen ausgestattet ist. Mir scheint, daß eine solche Ausbildung eine fast unerläßliche Folge der Magenentwickelung sein mußte.

Aus der ontogenetischen Entwickelung der Metazoen sind schematische Organismen konstruiert worden, welche ungefähr dem Volvox und dem soeben beschriebenen Wesen entsprechen, ich meine die „Blastaea“ und die „Gastraea“. Für die eine werden wir vielleicht die Bezeichnung Volvoxstadium, für die andere Cölenteratenstadium einsetzen können, wodurch die Schemata vermieden würden.

Suchen wir unter den Metazoen diejenigen heraus, welche sich an den soeben theoretisch konstruierten Organismus zunächst anschließen, so finden wir, wie mir scheint, nur eine Tiergruppe, welche bisher allerdings gewöhnlich nicht für so primitiv erklärt worden ist, es sind die Ctenophoren.

Es muß freilich zugegeben werden, daß die niedersten Rippenquallen sehr viel weiter entwickelt sind, als ein solches Urtier, wie es angedeutet wurde, und daß sie auch vollkommenere Organismen sind als manche Cnidarier und Poriferen; trotzdem glaube ich behaupten zu dürfen, daß *die niedersten Ctenophoren unter allen Cölenteraten dem Urmetazoon am nächsten stehen.*

Vor allem muß betont werden, daß eine solche Urform, wie

ich sie dargestellt habe, außer den angeführten Eigenschaften sehr wahrscheinlich noch weitere besessen hat, die den Sprung zu den Ctenophoren lange nicht so weit erscheinen lassen. So braucht, wie schon erwähnt wurde, die Gastralhöhle durchaus kein einfacher Sack gewesen zu sein, sondern er kann unregelmäßige Ausbuchtungen gehabt haben, welche für die Ernährung des Ganzen von Vorteil sein mußten, und es kann durch eine tiefere Einziehung des ersten primitiven Hohlraumes ein Teil der oberflächlichen Zellen mit eingestülpt worden sein; es wird auch zwischen dem Epithel der Höhlung und dem der Oberfläche durch die Gallerte sich eine Anzahl von Zellen ausgespannt haben, welche die Geißeln eingezogen hatten und amöboid geworden waren, außerdem die männlichen und weiblichen Keimzellen.

Nimmt man das an, so ist zu den Ctenophoren nur noch ein verhältnismäßig kleiner Schritt. Die Fortsätze der Magenhöhle mußten sicherlich nach und nach regelmäßiger werden, und sie nahmen, wie es scheint, dann zunächst die Achtzahl an. Sie konnten weiterhin auch für andere Organe, welchen durch sie günstige Ernährungsbedingungen gesichert wurden, bestimmend werden, so ordneten sich die Keimzellen an den Gastrovascularkanälen an und ähnlich lokalisierten sich über denselben in acht Meridianen stärkere Geißeln, die schließlich allein für die Ortsbewegung verwendet wurden; dadurch mußte die Einheitlichkeit der Bewegung bedeutend gesteigert werden. Es scheinen sich auch sehr frühzeitig mehrere Öffnungen in der Nähe des aboralen Poles gebildet zu haben, welche vermutlich das überschüssige Wasser mit unbrauchbaren Stoffen aus der Gastralhöhle abführten. Auch ein paar Tentakel, welche mit Nesselzellen, einer eigentümlich modifizierten Art von Drüsenzellen, besetzt waren, haben sich wahrscheinlich bald herausgebildet.

Auf solche Weise kann man sich unschwer die Entstehung einer einfachen Rippenqualle denken, und die Vorgänge, welche zu ihrer Ausbildung geführt haben, scheinen mir so selbstverständlich auseinander zu folgen, daß ich der Ansicht bin, dieser Weg muß jedenfalls von der Natur eingeschlagen worden sein.

Eine Reihe von Eigentümlichkeiten in der Organisation der Rippenquallen deutet sicherlich auf einen höchst primitiven Zustand und nähert diese Gruppe am meisten unter allen Metazoen den schwimmenden Flagellatenkolonien. Es ist die durch Geißeln bewirkte Ortsbewegung, während eine Muskulatur hierfür bei den niederen Formen (Cydippiden) nicht zur Verwendung kommt und

daher sehr dürftig entwickelt ist. Daß die Ctenophoren häufig mit der Mundöffnung voran schwimmen, scheint mir kein Grund gegen meine Anschauung von der Entstehung des Sinnesorgans zu sein; diese Bewegung dient der Nahrungsaufnahme, die entgegengesetzte ist für die bloße Ortsbewegung entschieden besser geeignet.

Es ist im Innern eine gallertartige Substanz vorhanden, in welcher männliche und weibliche Keimstoffe nebeneinander gelegen sind und in welcher nie Skelettteile entwickelt werden. Die Ctenophoren sind stets Einzeltiere von ursprünglich runder Form, welche eine freischwimmende Lebensweise führen. In ihrer ontogenetischen Entwickelung deutet nichts darauf hin, daß sie von festsitzenden Tieren abstammen, etwa wie es bei den Medusen der Fall ist, sie verlassen die Eihüllen als fertige Rippenquallen, welche die Anlagen der definitiven Organe bereits entwickelt haben, welche keine Andeutung eines Larvenorgans besitzen und daher keine Metamorphose durchmachen.

Die niederen Ctenophoren sind auf dem Stadium der Flimmerlarven anderer Tiergruppen stehen geblieben, das ist der einfache Grund ihrer direkten Entwickelung. Diese Annahme wird auch durch den Umstand, daß die höheren aberranten Genera Jugendstadien durchmachen, welche den niederen Formen (Cydippiden) ähnlich sind, nur noch glaubwürdiger gemacht.

Beziehung der Ctenophoren zu Spongien.

Nunmehr soll die weitere Frage erörtert werden, in welcher Beziehung die Ctenophoren zu den anderen Cölenteraten stehen. Da ist als erste Hauptsache die festsitzende Lebensweise der ältesten Cnidarier und der Poriferen hervorzuheben. Unter den Schwämmen giebt es keine freibewegliche Form, alle sind einer Unterlage angeheftet oder stecken im Boden. Es ist völlig undenkbar, daß ihr Stamm sich in andere Tiergruppen fortgesetzt hätte. Man hat ihn denn auch immer also eine isolierte Abzweigung von den urältesten Metazoen her oder als eine besondere Entwickelung einer Choanoflagellatenkolonie angesehen. Letztere Auffassung ist jetzt wohl endgiltig fallen gelassen. Ich bin der Ansicht, daß ein Tier von der oben beschriebenen Art, das man als primitive Ctenophore bezeichnen darf, recht gut zum Ausgang für die so abweichende, im ganzen degenerierte Organisation der Poriferen genommen

werden kann. Die ontogenetische Entwickelung der letzteren giebt uns den Weg an, auf welchem die Umwandlung erfolgt ist, etwa in folgender Weise.

Der Uebergang von der schwimmenden zur festsitzenden Lebensweise erfolgte durch Anheftung mit dem Munde, wie aus der Ontogenie der Schwämme geschlossen werden muß. Dabei ist ein sehr wichtiger Punkt die physiologische Frage, ob solche Festsetzung als möglich und als wahrscheinlich anzunehmen ist. Wahrscheinlich würde sie sein, wenn manche Ctenophoren etwa die Gewohnheit hätten, sich mit dem oralen Pole an Steine u. dergl. anzuheften. In der That berichtet Chun, daß viele Rippenquallen zeitweise „ihren Mund wie einen Saugnapf an die Wandungen des Gefäßes“ anpressen; dabei kann sich die Höhlung des „Magens“ mehr oder weniger ausdehnen, manchmal so, daß fast die ganze Magenwand der Unterlage anliegt.

In solcher Lage zu verharren, würde es dem Tiere nur dann möglich sein, wenn es sich dabei ernähren kann. Durch den Mund wird schwerlich eine genügende Menge von Nahrungsstoffen aufgenommen werden können, daher mußte von vornherein eine andere Vorrichtung existieren, welche die Nahrungsaufnahme ermöglichte. Eine solche ist bei den Ctenophoren in der That durch die Poren am aboralen Pole gegeben. Nach Hertwig (19) sind bei Callianira vier Poren vorhanden, bei anderen sind meist zwei davon rückgebildet. Es wäre möglich, dass bei unserer Urctenophore deren acht existiert haben. Wenn dieselben auch zunächst zur Ausleitung dienten, so kann sich doch in dem hier angenommenen Falle die Richtung der Flimmerung geändert haben. Es mag dann ihre Anzahl sich vergrößert haben, da die geringe Zahl, wie wir sie bei Ctenophoren finden, zur Ernährung nicht völlig ausreichend war, und so wird nach und nach die poröse Beschaffenheit des Schwammleibes entstanden sein.

Wenn man in solcher oder ähnlicher Weise sich die Entstehung der Poriferen aus einfachen Ctenophoren vorstellt, so erhält man eine ungezwungene Erklärung für einige auffällige Uebereinstimmungen zwischen Ctenophoren und manchen Schwämmen. Schon die ersten Furchungsstadien sind in beiden Gruppen sehr ähnlich, während sie von den bei anderen Tieren gewöhnlichen Verhältnissen abweichen, ich meine die Achtzahl der in einer Ebene um einen Mittelpunkt angeordneten gleichartigen Zellen, von denen jede in gleicher Weise zur Erzeugung der Keimblätter beiträgt. Es scheint mir sehr bemerkenswert, daß in diesem Stadium sich

schon eine Achtstrahligkeit ausspricht, welche auch bei den erwachsenen Ctenophoren mehr oder weniger deutlich beibehalten ist. Denn es ist mir bei Anwendung des Gesetzes von der Centralisation der Organe bei weitem wahrscheinlicher, dass die zentralen Teile des Gastrovascularapparates sekundär durch Vereinigung zweistrahlig geworden sind, vermutlich im Anschluß an die beiden Tentakel, als daß zwei primitive Ausstülpungen sich sekundär zu den acht peripherischen Kanälen vervielfacht haben. Es wäre ohne Zweifel von grossem Interesse, zukünftig bei dem Studium der Entwickelungsgeschichte der Radiärthiere diese Frage im Auge zu behalten, ob die ersten gleichartigen Furchungszellen gleiche Teile des fertigen Organismus liefern.

Man hat sich bisher eine nähere Beziehung der Poriferen zu Ctenophoren nicht vorstellen gekonnt und hat darum die Thatsache, daß es regelmäßig achtstrahlige Schwämme giebt, für eine zufällige Erscheinung gehalten. Bei der Annahme meiner Hypothese ist es nicht unwahrscheinlich, dass die achtstrahligen Schwämme die ererbte Form am besten bewahrt haben. Höchst auffällig ist jedenfalls die Aehnlichkeit der Gastrovascularkanäle von Ctenophoren und Tetilla radiata. Bei diesem Schwamme ist nach Selenka (36) ein „trichterartig gestalteter Hohlraum“ am oberen Ende gelegen, „von welchem zunächst vier kurze und weite Kanäle entspringen, deren jeder sich wieder gabelt“ — bei Ctenophoren ist der Trichter zwar gewöhnlich zweistrahlig, jedoch tritt das bei Euchlora rubra, einer der primitivsten Formen, noch kaum hervor. Ein Osculum freilich ist bei Ctenophoren nicht vorhanden; dieses ist aber nach Heider's Ansicht eine späte Bildung, also vermutlich erst von den Spongien erworben.

Der Teil des Gefäßsystems, welcher sich an die Poren zunächst anschließt, zeigt bei Ctenophoren und Spongien sehr große Aehnlichkeit': zunächst kurze, manchmal sekundär verlängerte, an der äußeren Mündung verschließbare Kanäle, von ektodermalem Epithel ausgekleidet, darauf „ampullenförmige Säcke“, bei den Spongien als „Geißelkammern“ bezeichnet.

Der zur Anheftung verwendete Teil der Spongien dürfte dem von ektodermalem Epithel bekleideten „Magen“ der Ctenophoren entsprechen; der Rand, welcher bei Oscarella kleine „Füßchen“ bildet, wäre dann homolog der Mundöffnung der Rippenquallen, Der Trichtermund (Urmund) der letzteren ist mit der Festsetzung functionslos geworden und zugewachsen.

Die Tentakel der Ctenophoren, wenn solche bei der angenom-

menen Urform schon vorhanden waren, können sich bei Poriferen ebensogut zurückgebildet haben, wie bei Beroë, bei welcher man keine Spur davon wahrnehmen kann.

Eine wichtige Aehnlichkeit zeigt in beiden Gruppen auch das mesenchymatische Gewebe, welches den Raum zwischen dem inneren Kanalsystem und der Oberfläche einnimmt; es besteht aus einer weichen Gallerte mit mehr oder weniger kontraktilen Bindesubstanzzellen. Dieses Gewebe steht, wie ich mich durch Studium von Schnitten der Euchlora überzeugt habe, bei den älteren Ctenophoren auf einer sehr niedrigen Stufe und giebt ganz gewiß keinen Grund ab, die Rippenquallen auf eine höhere Organisationsstufe zu stellen als die Poriferen — nur der den letzteren verloren gegangene Tentakelapparat ist eine Bildung, welche größere Vollkommenheit des kontraktilen Gewebes aufweist. Dagegen erheben sich die Spongien durch die Ausbildung eines komplizierten Skelettsytems bedeutend über die Ctenophoren, die wegen ihrer pelagischen Lebensweise sich einen spezifisch leichten Körper bewahren mußten.

Nach diesen Erörterungen wird kaum ein Zweifel daran bestehen können, dass ein Spongien-Individuum — häufig ist hier Stockbildung aufgetreten — sich ohne Schwierigkeit von einer primitiven Ctenophore ableiten läßt. Die einzelnen Organe zeigen wesentliche Aehnlichkeiten, welche meiner Auffassung nach nur dadurch erklärbar sind, daß man einfache Rippenquallen als die Stammeltern der Poriferen ansieht.

Nimmt man einen solchen Zusammenhang an, so wird man wahrscheinlich die von Haeckel als „Urschwämme“ beschriebenen, sehr einfachen Formen als rückgebildet ansehen müssen, weil diese bei aller Einfachheit doch wenig verwandtschaftliche Züge mit den Ctenophoren aufzeigen. Diese Anschauung hat auch Heider schon angedeutet.

Verhältnis der Ctenophoren zu Cnidariern.

Wenn wir die Beziehung der Ctenophoren zu den Cnidariern in ähnlicher Weise wie die zu den Spongien auffassen, so werden wir kaum auf wesentliche Schwierigkeiten stoßen.

Wir werden als diejenigen Cnidarier, welche sich an die Ctenophoren zunächst anschließen, die Scyphozoen ansehen müssen, und speziell die Anthozoen. Daß auch hier eine Festsetzung stattgefunden hat, ist unzweifelhaft, jedoch nicht wie bei Spongien mit dem oralen, sondern mit dem aboralen Pole. Das ist ein

Vorgang, welcher in physiologischer Hinsicht kaum Schwierigkeit bereiten kann, weil die Mundöffnung ja nach oben gewendet ist. Es handelt sich nur um die Herbeischaffung und Sicherung der Beute. Diesem Zwecke konnten die beiden mit Nesselzellen besetzten Fäden dienen, welche von den Ctenophoren her vorhanden waren, jedoch mußte es bei festsitzenden Tieren von Vorteil sein, wenn eine größere Zahl von Fangarmen rings um den Mund sich ausbildete und das ist bei Anthozoen eingetreten. Es scheint mir nicht ganz sicher, ob die Tentakel der Anthozoen sämtlich neugebildet, oder ob zwei von ihnen denen der Ctenophoren homolog sind; der verschiedenartige Bau macht den ersten Fall wahrscheinlicher. Ferner fand, wie es auch sonst bei festsitzenden Tieren häufig ist, eine Verlängerung des Körpers statt, verbunden mit der Fähigkeit, sich ausgiebig zu kontrahieren und die empfindlichen Tentakel ins Innere zurückzuführen.

Eine nicht ganz leicht zu entscheidende Frage ist die, welche unter den Anthozoen die primitivsten Verhältnisse aufweisen; mir scheint, daß die Octactinien, überhaupt achtstrahlige Formen als solche in Anspruch genommen werden können. Die gewöhnlich vertretene Ansicht ist die, daß vierstrahlige Tiere die primitivsten Formen dargestellt haben, jedoch sind manche Zweifel dagegen zu erheben. Ich glaube zwar, daß man augenblicklich kaum wird diese Frage definitiv entscheiden können, indessen ist es doch sicher, daß manche Octactinien sehr primitive Verhältnisse zeigen, von denen möglicherweise die vierstrahligen Formen (Calycozoa, Scyphistoma) abgeleitet werden dürfen, deren Antimerenzahl weiterhin in der Entwickelungsreihe herrschend geworden ist. Jedenfalls aber wird man nicht nur die ältesten Cnidarier, sondern ebenso auch die Ctenophoren, weniger die Poriferen beachten müssen, wenn man entscheiden will, ob Acht- oder Vierstrahligkeit das primäre Verhalten ist.

Unter den Octocarallia sind es in erster Linie Solitärformen, wie Haimea, welche zu berücksichtigen sind, und daran schließen sich die Actinien, unter denen nach Boveri (3) die achtstrahlige Edwardsia als Urform anzusehen ist. Die Entwickelung der acht Septen scheint bisher für phylogenetische Fragen noch kaum verwendbar zu sein.

Bei einem Vergleiche zwischen Ctenophoren und Antozoen findet man mehrere sehr wichtige Aehnlichkeiten. Zunächst der ectodermale Schlund oder „Magen“, dess[illegible] schen Huxley dazu bewogen hat, beide Grupp[illegible]n zu-

sammenzufassen. Am inneren Ende des Magens befindet sich eine verschließbare Öffnung. Die interseptalen Taschen der Polypen entsprechen den Kanälen der Ctenophoren, ebenso der centrale Raum dem Trichter. Der Hauptunterschied besteht in der bedeutenden Erweiterung der Hohlräume, während ich, wie gesagt, die Zweistrahligkeit des Trichters der Ctenophoren für eine sekundäre Erscheinung halte. Ob die Poren, welche manchmal bei Anthozoen vorkommen, auf die der Ctenophoren zu beziehen sind, erscheint mir nicht unmöglich.

Es ist in beiden Gruppen ein reichliches Mesenchym entwickelt mit zahlreichen Bindesubstanzzellen, die teils kontraktil, teils indifferent sind. Die Zwischensubstanz ist bei Anthozoen in Verbindung mit der Streckung des Leibes fester geworden, und damit hängt wahrscheinlich teilweise auch die verschiedene Anordnung des Muskelsystems zusammen.

Wenn die Angaben über das Vorhandensein von Ganglienzellen in der Fußscheibe sich bestätigen sollten, so wäre das eine beachtenswerte Aehnlichkeit mit dem Nervencentrum der Rippenquallen.

Von der Entstehung der Keimstoffe glaube ich absehen zu dürfen, da ihre Herkunft aus dem Ektoderm bei Ctenophoren, welche Hertwig annimmt, mir nicht genügend erwiesen zu sein scheint.

In der ontogenetischen Entwickelung der Anthozoen ist es sehr auffällig, daß 1) die Cilien eine Andeutung einer Anordnung in Längsmeridianen zeigen, ähnlich den Rippen der Ctenophoren, 2) am aboralen Pole der freischwimmenden Larven ein Schopf längerer Cilien steht, vergleichbar dem Sinnesorgan der Rippenquallen, 3) zwei gegenüberstehende Tentakel häufig früher auftreten als die übrigen, vielleicht entsprechend denen der Ctenophoren. Daher haben die Larven der Anthozoen eine unverkennbare Ähnlichkeit mit freilich noch sehr primitiven Ctenophoren.

Die häufig bei den Anthozoen ausgesprochene bilaterale Symmetrie mag vielleicht ebenso wie die Zweistrahligkeit der Rippenquallen im Anschluß an die primitiven beiden Tentakel aufgetreten sein, das einzige in der Zweizahl vorhandene Organ der schwimmenden Urformen, welches wegen seiner bedeutenden Ausbildung auch andere Organe, besonders den zur Ernähruug dienenden Gastrovascularapparat beeinflussen mußte. Für die bilate-

trie, welche in der Anordnung der Septalmuskeln von

Actinien ausgesprochen ist, mag das freilich kaum eine genügende Erklärung sein.

Nach dieser Ausführung sehe ich keine Schwierigkeit darin, die Cnidarier, zunächst die Anthozoen, von ctenophorenähnlichen Tieren abzuleiten. Aus den Anthozoen sind dann zunächst die übrigen Scyphozoen und erst in zweiter Linie die Hydrozoen hervorgegangen. In Verbindung mit der Ausbildung der beiden divergenten Formenreihen der Polypen und Medusen aus einer gemeinsamen Urform haben sich die ersteren vereinfachen können durch Rückbildung des ektodermalen Schlundes und der gastralen Septen, welche bei einigen noch angedeutet sind. Das Ende dieser Vorgänge ist die Unterdrückung der freien Medusenformen, ihre Umwandlung in festsitzende Gonophoren, die schließlich bei der Süßwasserform Hydra aufs äußerste reduziert worden sind, wie bei dieser auch die freie Flimmerlarve, welche doch ganz unzweifelhaft als ursprünglich angesehen werden muß, unterdrückt ist. Im ganzen scheint mir die Organisation der Hydra eher verständlich, wenn man sie für eine Degenerationserscheinung, als für einen primitiven Zustand hält. Ob ein solcher Organismus derartig entwickelungsfähig ist, wie es gewöhnlich angenommen wird, muß immerhin recht bedenklich sein.

Es soll im Anschluß hieran die Auffassung erörtert werden, wonach die Ctenophoren aus Hydromedusen hervorgegangen sind. Haeckel (11) hat zwischen Cladonemiden und Rippenquallen eine Reihe interessanter Ähnlichkeiten gefunden und daher die Stammesverwandtschaft beider angenommen; Chun (5) hat sich dieser Ansicht angeschlossen.

Einige Uebereinstimmungen sind unzweifelhaft vorhanden, hauptsächlich die beiden Senkfäden von Ctenaria mit einer scheidenartigen Bildung, die Anordnung der Radiärkanäle und der Hermaphroditismus. Daß die acht Nesselrippen den Flimmerrippen der Ctenophoren zu homologisieren sind, halte ich für sehr zweifelhaft, da die Nesselzellen doch drüsige Organe sind und nicht nachgewiesen ist, daß diese Rippen flimmern. Daß die Scheitelhöhle der Cladonemiden dem Trichter der Ctenophoren nicht homolog ist, hat Hartlaub (14) nachgewiesen. Daß die Subumbrella der Medusen dem Magen der Ctenophoren homolog ist, hält auch Chun für zweifelhaft.

„Die freischwimmende Lebensweise" von Medusen und Ctenophoren beweist für die Phylogenie der letzteren nichts: da die Cnidarier freischwimmende Larven haben, so steht nichts der

Auffassung entgegen, daß sie von schwimmenden Tieren abstammen, und daß die Flimmerung im Vergleich zur Muskelthätigkeit die primitivere Locomotionsart ist, wird wohl niemand bestreiten.

Daß die Sinnesorgane der Ctenophoren mit denen der Medusen nicht zu homologisieren sind, ist sicher. Daß endlich auch die histologische Differenzierung der Gewebe durchaus nicht für die Abstammung der Ctenophoren von Medusen spricht, dafür will ich den folgenden Ausspruch HERTWIG's (19, p. 444) anführen: „Will man annehmen, daß die Ctenophoren aus Medusen entstanden sind, so mußte man auch annehmen, daß die hohe histologische Differenzierung des Ektoderms, das Centralnervensystem, die ektodermale Muskulatur verloren gegangen seien, daß dagegen die zellenlose Gallerte sich mit Zellen bevölkert und dann eine durchaus neue Entwickelungsrichtung eingeschlagen habe. Man müßte ferner annehmen, daß die aus den subumbrellaren Wandungen entstehenden Geschlechtsprodukte auf die exumbrellare Seite herübergerückt und daß die alten als Gefäßausstülpungen zu betrachtenden Tentakel der Medusen durch einen durchaus neuen Tentakelapparat ersetzt worden seien. Die Möglichkeit von solch tief greifenden Umgestaltungen ist mir unwahrscheinlich."

HERTWIG will freilich auch die Actinien nicht mit den Ctenophoren zusammenstellen, jedoch führt er außer der Entstehungsart art der Keimstoffe nur die Verschiedenheit des Muskelsystems als Grund an, welche auch meiner Ansicht nach dadurch zu erklären ist, daß die gemeinsamen Urformen in dieser Hinsicht noch ziemlich indifferent, aber doch auch hierin den niedersten Ctenophoren am meisten ähnlich waren. Daß die Anthozoen im großen und ganzen die nächsten Beziehungen zu den Ctenophoren zeigen, halte ich für gewiß. Wenn man ihre Abstammung von diesen annimmt, so braucht man nicht als einziges Merkmal der Urform eine „Tendenz zur radialsymmetrischen Entwickelung der Körperteile" anzusehen, wodurch die mannigfachen Uebereinstimmungen zwischen Anthozoen und Ctenophoren unerklärt bleiben.

Den hervorgehobenen Ähnlichkeiten gegenüber giebt es aber Gründe, welche sehr entschieden gegen die Abstammung der Ctenophoren von Medusen sprechen. Der gewichtigste ist die völlig verschiedene Anordnung des Nervensystems, für welche diese Hypothese nicht die geringste Erklärung bieten kann. Gerade derjenige Teil, welcher in der einen Gruppe nicht nur das Centrum, sondern fast den ganzen nervösen Apparat enthält, ist in

der anderen so gut wie völlig davon entblößt, während sich das Nervensystem an der entgegengesetzten Seite konzentriert, vollkommen verschiedene Form angenommen und auch eine andere Dignität erhalten hat. Eine Erklärung dafür kann man nur durch Vermittelung der festsitzenden Anthozoen bei Annahme meiner Auffassung erhalten. Das ursprünglich am aboralen Pole gelegene Centrum wird bei der Festsetzung ebenso wie das Sinnesorgan der Rückbildung anheimfallen, während in Verbindung mit den Tentakeln am Rande der Mundscheibe sich neue Centren ausbilden konnten, die bei den Medusen durch die Entwickelung von Sinnesorganen am Rande des Schirmes und der starken Muskulatur der Subumbrella eine weit höhere Stufe erreichten.

In ähnlicher Weise sind auch in anderen Tiergruppen bei der Festsetzung die nervösen Centren der Vorfahren unterdrückt, während sich im Anschluß an Tentakel rings um die Mundöffnung neue gebildet haben; so ist es namentlich bei Echinodermen der Fall, deren Nervenring die größte Ähnlichkeit mit dem der Cnidarier zeigt, während zu demjenigen ihrer Vorfahren gar keine Beziehung erkennbar ist.

Der nervöse Centralapparat der Ctenophoren besteht, von den Centren der Tentakel abgesehen, aus dem Sinnesorgan als Mittelpunkt und acht davon ausstrahlenden und den Rippen entsprechenden Nerven; dieser Apparat dient zur Regulierung der Bewegung der Wimperplättchen, also zur Verbindung von Epithelzellen, und zwar von Sinnes- und Flimmerzellen. Das Nervensystem der Hydromedusen dagegen besteht aus dem Ringe am Rande des Schirmes und den Ganglienzellen an der subumbrellaren Muskulatur, es verbindet also die letztere mit dem sensiblen Apparate. Ich will hier diesen Punkt nachdrücklich betonen, daß die Rippennerven der Ctenophoren eine vollkommen andere Wertigkeit haben als der Ringnerv der Medusen.

Es ist ferner nicht sehr wahrscheinlich, daß eine Meduse die für ihren Körperbau so durchaus charakteristische Bewegungsart aufgeben sollte, um statt dessen anzufangen, sich durch gleichzeitig auf der Umbrella entstehende Wimperstreifen schwimmend zu bewegen, und noch viel unwahrscheinlicher scheint es mir, daß nun die Subumbrella plötzlich eine Funktion als Verdauungsorgan übernehmen sollte. Daher werden wir am besten thun, den Tentakelapparat, die Radiärkanäle und den Hermaphroditismus der Ctenaria als bloße Ähnlichkeiten, nicht als Homologien mit den Ctenophoren anzusehen, was auch durchaus nichts Befremdliches

an sich hat; namentlich tritt die Zwittrigkeit an so verschiedenen Punkten bei Cnidariern auf, daß sie an dieser Stelle ein sehr geringes Gewicht für eine Begründung von Verwandtschaftsbeziehungen besitzt.

Es soll nochmals hervorgehoben werden, daß ich nicht etwa der Ansicht bin, die Vorfahren der Cnidarier oder der Poriferen sind unter den heute lebenden Ctenophoren zu suchen; die gemeinsame Stammform hat unzweifelhaft manche spezielle Eigentümlichkeiten der jetzigen Rippenquallen noch nicht besessen — darin stimme ich mit HERTWIG ganz überein. Aus einzelnen speziellen Eigenschaften einer Tiergruppe, etwa aus dem Bau der Muskulatur oder des Mesoderms überhaupt, auf ihre Beziehungen zu anderen schließen zu wollen, halte ich für verfehlt, man muß nur stets das Gesamtbild der Organisation im Auge behalten.

Die Ctenophoren sehe ich demnach, um es in Kürze nochmals zu wiederholen, als die am wenigsten modifizierten Cölenteraten an, welche sich direkt aus Flagellatenkolonien entwickelt haben. Aus ctenophorenähnlichen Tieren haben sich durch Festsetzung einerseits die Poriferen, andererseits die Cnidarier in verschiedener Weise entwickelt.

Ctenophoren und Bilaterien.

Beim Übergange zu der zweiten Hauptfrage, wie sich die Bilaterien zu den Cölenteraten verhalten, muß zunächst hervorgehoben werden, daß nur der eine einzige Übergang von Flagellatenkolonien zu Metazoen als einigermaßen gesichert gelten kann, welcher im vorhergehenden beschrieben worden ist. Daraus folgt, daß die Bilaterien aus den Cölenteraten hervorgegangen sein müssen. Es ist nicht schwer, den Weg zu finden, auf welchem der Übergang erfolgt ist, da wir thatsächlich Formen kennen, von denen es schwer fällt, zu entscheiden, ob sie noch als Cölenteraten oder schon als Bilaterien zu bezeichnen sind: es sind die Coeloplana und die Ctenoplana, Mittelformen zwischen Ctenophoren und Polycladen. Sie werden zwar noch als kriechende Ctenophoren zu bezeichnen sein, aber sie kennzeichnen den Weg, auf dem in der Vorzeit die Umwandlung der schwimmenden Ctenophoren in kriechende Polycladen erfolgt ist, aufs deutlichste, und darin liegt

ihre große Wichtigkeit. Während hier ein Zusammenhang der beiden Stämme mit allergrößter Klarheit in die Augen springt, ist von einer Zwischenform zwischen Cnidariern und Bilaterien ebensowenig etwas bekannt, wie von einer solchen zwischen Poriferen und Bilaterien. Ich behaupte daher, daß nur der eine einzige Übergang von Cölenteraten zu Bilaterien angenommen werden darf, nämlich der von den Ctenophoren zu Polycladen. Da wir vorher aber dargelegt haben, daß die Ctenophoren unmittelbar aus den Urmetazoen und nicht vielmehr aus Poriferen oder Cnidariern hervorgegangen sind, so ergiebt sich, daß Poriferen und Cnidarier aus der phylogenetischen Entwickelungsreihe des Bilaterienstammes ausgeschaltet werden müssen.

Ich will nunmehr nachzuweisen versuchen, daß meine Annahme mit den Thatsachen aufs Beste in Einklang zu bringen ist. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Ctenophoren zu den Polycladen sind von LANG in einer im ganzen völlig befriedigenden Weise erläutert worden, ich kann mich daher seinen Ausführungen anschliessen. Sowohl anatomisch wie ontogenetisch lassen sich die Polycladen ohne wesentliche Schwierigkeit von den Ctenophoren ableiten, indem uns die vergleichende Anatomie den Fortschritt, die Ontogenie einen Teil des zurückgelegten Weges vor Augen führt.

Das physiologische Moment, welches die hier vor sich gegangenen Veränderungen veranlaßt hat, ist der Übergang von der schwimmenden zur kriechenden Bewegung; allein durch diesen halte ich die erste Entstehung eines bilateral symmetrischen Tieres aus einer radiären Form für erklärbar. Der Vorgang, welcher zur Differenzierung eines Vorder- und Hinterendes führte, ist die Knickung der Hauptachse, welche durch den Mund und das Sinnesorgan der Ctenophoren gelegt werden konnte, dadurch, daß das nervöse Centrum aus der dorsalen Mitte nach vorn rückte, nachdem sich das Tier an eine bestimmte Bewegungsrichtung gewöhnt hatte und dieser Verschiebung bald weitere folgten; namentlich wurde auch der Mund aus der Mitte des Bauches nach vorn verschoben. LANG hat das vollkommen richtig erkannt. Auf einem anderen Wege wird man schwerlich zu einer Erklärung dieser wichtigen Thatsache gelangen.

Das reichverzweigte System von Gastrovascularkanälen ist aus dem der Ctenophoren hervorgegangen, indem es sich der veränderten Körperform angepaßt hat. Eine Andeutung einer der

Poren von Rippenquallen ist nach LANG bei Polycladen vorübergehend durch die Mündung des vorderen unpaarigen Darmastes gegeben, indem dieser einem Trichtergefäße homolog sein dürfte.

Mit der kriechenden Bewegung ist ein wichtiges Organ der Bilaterien entstanden, der bei Ctenophoren noch kaum angedeutete Hautmuskelschlauch. Bei der platten und breiten Form, welche die Polycladen ursprünglich hatten, waren Fasern in mehreren Richtungen vorhanden und einander noch ziemlich gleichwertig. Erst mit einer Streckung des Tieres erhielten die Längsmuskeln eine größere Bedeutung für die Bewegung. Die dorsoventralen Quermuskeln sind vermutlich eine Weiterbildung der transversalen Fasern von Ctenophoren.

Mit der Ausbildung eines kompakten Muskelsystems hängt die Entstehung eines exkretorischen Apparates zusammen, da die Produkte des Stoffwechsels einerseits in größerer Menge erzeugt wurden, andererseits nicht mehr direkt nach außen abgegeben werden konnten. Die Entwickelung dieses Organes kann man sich in ähnlicher Weise vorstellen, wie RABL (32) es nach ontogenetischen Vorgängen beschrieben hat. Zwischen den Muskelfasern gelegene Parenchymzellen werden die Exkretstoffe aufgenommen, dann vermutlich an benachbarte Zellen abgegeben haben, diese weiter bis zur Oberfläche; dadurch mögen intracelluläre Gänge entstanden sein, in denen sich später ein Apparat von Wimpern zur Fortbewegung der Stoffe ausbildete. Mit dieser Entstehungsweise hängt die Ausbreitung der exkretorischen Kanäle durch den ganzen Körper zusammen.

Mit der Muskulatur entstanden auch die nervösen Centren für dieselbe in Form eines gangliösen Plexus, welcher ebenso wie die Muskeln auf der Ventralseite eine stärkere Ausbildung zeigte als dorsal. Das Nervencentrum der Ctenophoren erlitt weitgehende Veränderungen und wurde größtenteils rückgebildet. Dasselbe diente, wie wir sahen, der Regulierung der schwimmenden Bewegung durch die Wimperplättchen und mußte daher beim Übergange zur kriechenden Lebensweise seine Bedeutung verlieren. Aber es ist darum von größtem Interesse, weil sich in unmittelbarem Anschluß daran die Centren der Polycladen entwickelt haben. Bei Berücksichtigung von Ctenoplana wird man annehmen dürfen, daß die Tentakel der Ctenophoren sich allmählich dem Sinnesorgan genähert haben, bis ihre Centren sich rechts und links mit dem Sinnesorgan berührten. Die Tentakel werden dabei

ihre Bedeutung für die Ernährung eingebüßt haben und rein sensible Organe geworden oder durch solche ersetzt sein. Ihre nervösen Centren dürften die Grundlage des paarigen oberen Schlundganglions der Polycladen bilden, während das zwischen ihnen gelegene Sinnesorgan verschwand und an seiner Stelle nur noch eine Verbindung der paarigen Hälften übrig blieb. Die Rippennerven bildeten sich gleichfalls zurück; ob auch sie die Grundlage für bleibende Nerven gebildet haben, ist nicht unmöglich; jedenfalls aber sind die letzteren denselben nicht gleichwertig und müssen daher Neubildungen sein. Am Körperrande, besonders am Vorderende, das mit den Gegenständen der Außenwelt bei der Bewegung zunächst in Berührung kam, entstanden Sinnesorgane, deren Ganglien durch eine Anzahl von Nerven sich mit den oberen Schlundganglien in Verbindung setzen. Es strahlt dann von diesem Centrum eine größere Anzahl von Nerven aus; die nach vorn gehenden sind hauptsächlich sensibler Natur, die nach hinten verlaufenden motorisch.

Ich will hervorheben, welch ein schönes Beispiel von „Substitution der Organe“ wir hier vor Augen haben. Und was das beste ist, wir können hier an der Hand der vergleichenden Anatomie Schritt für Schritt diese Vorgänge verfolgen, welche einfach die Folge von Anpassung an eine veränderte Lebensweise sind.

Die ontogenetische Entwickelung der Polycladen ist eine ziemlich deutliche Wiederholung der beschriebenen Vorgänge; ich kann mich auch hier durchaus auf LANG beziehen. Die MÜLLER'sche Larve ist das Stadium, welches den Ctenophoren entspricht: ein rundliches Wesen, das eine durch Wimperbewegung bewirkte freischwimmende Lebensweise führt, mit einem Cilienbüschel am aboralen Pole und einer von acht Fortsätzen getragenen präoralen Wimperschnur. Die Knickung der Hauptachse ist bereits auf diesem Stadium eingetreten.

Das Gesamtbild, welches uns die Organisation der Polycladen darbietet, ist außerordentlich interessant, denn es spricht sich darin eine erstaunliche Decentralisation aus, wie sie sonst nur bei Cölenteraten ausgedrückt ist, jedoch in der Reihe der Bilaterien sich nirgends wiederfindet. Auch von diesem Gesichtspunkte aus ist die hier vertretene Art die einzig mögliche, die verwandtschaftlichen Beziehungen der Bilateraltiere zu erklären. Das Gastrovascularsystem leitet mit seinen überall hindringenden Asten die Nahrung durch den ganzen Körper, die exkretorischen Kanäle nehmen die unbrauchbaren Stoffe überall auf, wo sie erzeugt

werden, die Ganglienzellen sind durch den ganzen Körper hin an den Teilen gelegen, welche sie innervieren. Die Keimstoffe liegen an zahlreichen Punkten unmittelbar an den Darmästen. Aus diesem Grunde halte ich es für das beste, wie es LANG thut, die Polycladen mit ihren nächsten Verwandten in einem Kreise, dem der Plathelminthen, zu vereinigen, welcher in die Mitte zwischen die Cölenteraten und die höheren Bilateraltiere zu stellen ist und von denen die Gesamtheit der letzteren teils direkt, teils indirekt abzuleiten ist. Die Polycladen bilden also die einheitliche Wurzel des Bilaterienstammes. Daraus folgt mit Notwendigkeit, daß alle Wimperlarven höhere Bilaterien von der MÜLLER'schen Larve, welche man als die Urlarvenform der Bilateraltiere bezeichnen kann, und mit dieser von den Ctenophoren herzuleiten sind. Dabei können Organe der erwachsenen Polycladen in die späteren Larvenstadien aufgenommen sein und alsdann durch Substitution von definitiven Organen ersetzt werden.

Es ist nicht meine Absicht, hier die gesammten Stämme der Bilaterien von den Polycladen abzuleiten, was aber nach unseren heutigen Kenntnissen durchaus möglich ist, ich will mich vielmehr in der Hauptsache auf den einen, allerdings sehr mächtigen Stamm beschränken, für welchen die vielumstrittene Trochophora die charakteristische Larvenform ist, und dabei nur einige Beziehungen zu nächstverwandten Gruppen berücksichtigen.

Wie wir schon in den bisherigen Ausführungen gesehen haben, ist in der Regel die Anderung der Lebensweise die Ursache von den tiefgreifenden Veränderungen gewesen, welche die einzelnen Tiergruppen unterscheiden. Wie aus Ctenophoren durch verschiedenartige Festsetzung die Poriferen und Cnidarier hervorgingen, so durch den Ubergang zur kriechenden Lebenweise die Polycladen.

Weitere Veränderungen dürften dadurch bewirkt sein, daß die letzteren sich entweder festsetzten, oder daß sie wieder anfingen zu schwimmen oder daß sie zu Parasiten wurden. Im letzteren Falle sind ohne Zweifel die Trematoden und weiter die Cestoden aus Turbellarien hervorgegangen.

Eine sehr zweifelhafte Stellung haben die Orthonectiden und Dicyemiden. Es soll hier nur eine Bemerkung über die Auffassung der inneren Zellen eingeschaltet werden. Man sieht diese gewöhnlich für entodermale Elemente an, meiner Auffassung nach

mit Unrecht, denn man kann sie doch nicht allein darum, weil sie unter dem Ektoderm liegen, als Entoderm bezeichnen, sondern man muß vielmehr beachten, welche Funktion die betreffenden Elemente haben. Da ist es klar, daß die inneren Zellen der Orthonectiden und Dicyemiden mit dem Verdauungsgeschäft nicht das Geringste zu thun haben, weil sie rings vom Ektoderm umschlossen werden. Sie sind die Produzenten der Keimstoffe. Daher kann man diese Organismen etwa mit den Volvoxkolonieen vergleichen, in welchen ja auch von den Körperzellen verschiedene Fortpflanzungszellen im Innern liegen. Die Achsenzelle der Dicyemiden dürfte ein Homologon oder wenigstens ein Analogon der Urkeimzelle von Musciden, von Chätognathen, Nematoden etc. sein, während das Entoderm wie bei Cestoden vollkommen fehlt.

Danach kann die Einreihung der Dicyemiden und Orthonectiden unter die Gastr äaden kaum aufrecht erhalten werden, auch die Abwesenheit einer Darmhöhle und eines Urmundes spricht dagegen, ebensowenig HATSCHEK's Auffassung (15, p. 296), weil auch diese die entodermale Natur der inneren Zellen voraussetzt. Die Trennung der Geschlechter deutet auf einen phyletisch abgeleiteten Zustand.

Unter den Polycladen ist es nur der eine Zweig, der zu den höheren Bilaterien hinüberführt, die mit einem Saugnapf versehenen Genera, in deren Reihe, wie es LANG beschrieben hat, die Mundöffnung immer weiter nach dem Vorderende hin verschoben wird, wo sie ja der Regel nach bei höheren Tieren gelegen ist.

Es ist manchmal schwierig, bei der einen oder der anderen Tiergruppe die Bedingungen aufzufinden, welche zu ihrer besonderen Ausbildung geführt haben. Sicher war eine Streckung des Leibes, wie sie schon von den cotyleen Polycladen erworben ist, für die Fortbewegung von Nutzen, sowohl für die kriechende wie für die schwimmende. Die letztere wurde fast immer durch Muskelaktion bewirkt, namentlich durch die Längsmuskulatur, bald durch Schlängelung in wagerechter Ebene, indem sich abwechselnd die Muskeln der rechten und linken Seite kontrahierten bald in senkrechter Ebene durch abwechselnde Kontraktionen der Bauch- und Rückenseite. Durch Fortsatzbildungen können solche Bewegungen noch wirksamer gemacht werden.

Festsetzung kann auf verschiedene Art bewirkt werden. Der Saugnapf befähigt die Polycladen zu vorübergehender Anheftung und mag gelegentlich zu dauernder Festsetzung Veranlassung ge-

geben haben, während in anderen Fällen Teile der ursprünglichen Rückenfläche dazu verwendet zu sein scheinen. Diese Verhältnisse sind nicht immer klar, so ist es bei den Bryozoen ungewiß, ob die angeheftete Seite der Bauch- oder der Rückenfläche der verwandten Tiere entspricht, für beide Auffassungen lassen sich Gründe vorbringen.

Beziehung der Polycladen zu Mollusken.

Von den Mollusken scheint es mir klar, daß ihre Organisation in erster Linie durch kolossale Vergrößerung des Saugnapfes der Polycladen zu erklären ist, indem dieser nicht allein zur Anheftung, sondern auch zu der freilich wenig ausgiebigen Kriechbewegung verwendet wurde und so die Grundlage gebildet hat für die Ausbildung des Fußes. Dieser hat bei den ältesten Formen der Prosobranchier und bei Chiton ganz die Form eines großen Saugnapfes, und daß sich mit seiner Hilfe die Tiere sehr fest an die Glaswände des Aquariums anheften können, davon kann man sich namentlich bei Haliotis leicht überzeugen. Diese Fähigkeit wird noch vermehrt durch epitheliale Klebdrüsen in der Sohle; aus ihnen hat sich bei den Lamellibranchiern der Byssusapparat entwickelt.

Die Hauptsache indessen für die Wirksamkeit eines solchen Saugnapfes sind die Retraktormuskeln. Es leuchtet ein, daß ein so mächtiges Organ wie der Molluskenfuß einen sehr starken muskulösen Apparat besitzen muß. Dieser kann aber wiederum nur dann die nötige Wirkung erzielen, wenn er am anderen Ende einen festen Ansatz findet. Die Polycladen besitzen nur eine etwas festere Basalmembran als Stütze des Körpers und zum Ansatz der Muskeln; eine solche würde sicher nicht so viel Widerstandskraft besitzen, um den Rückziehern des Fußes den Grad von Spannung zu gestatten, welcher nötig ist, um ein Ansaugen zu bewirken. Da nun die Retraktoren am Rücken des Tieres inserierten, so mußte dort notwendigerweise sich ein Hautskelett ausbilden, indem sich die Basalmembran bedeutend verstärkte und erhärtete. Dieses dorsale Hautskelett, welches also in engster Beziehung zu dem Fuße und seinen Rückziehern steht, bildet einen wesentlichen Bestandteil der Schale von Mollusken. Der andere Teil ist epithelialer Herkunft, eine Cuticularbildung. Wäh-

rend die Ventralseite der älteren Mollusken ebenso wie die ganze Oberfläche der Polycladen mit Wimperepithel bekleidet ist, hat sich auf der Dorsalseite eine mehr oder weniger starke Schicht von Cuticularsubstanz abgelagert, in welcher häufig Nadeln von kalkiger oder chitiniger Substanz stecken. So finden wir es bei den Amphineuren. In Verbindung mit dem Hautskelett bildete sich die Cuticula mit den Nadeln zu einer festen Kalkschale aus, wie sie für die älteren Mollusken so charakteristisch ist.

Es sei erwähnt, daß sich die innige Wechselbeziehung zwischen Muskulatur und Schale auch darin ausspricht, daß den paarigen Ansätzen entsprechend die Schale häufig bei primitiven Formen eine Andeutung einer Zusammensetzung aus zwei seitlichen Teilen zeigt, welche wie bei Lamellibranchiern beweglich mit einander verbunden oder teilweise verwachsen sein können (Haliotis etc.). Ich werde auf diese Verhältnisse an anderem Orte ausführlicher eingehen.

Entsprechend der Zusammensetzung der Molluskenschale aus zwei verschiedenen Teilen hat sie die beiden Funktionen: als Skelettbildung zur Muskelanheftung und als Schutzvorrichtung; auch die letztere hat naturgemäß ihren Platz auf der Dorsalseite.

Bei einem Vergleiche der aus acht Folgestücken zusammengesetzten Schale der Chitonen mit den Schalenbildungen der Prosobranchier, bei denen nicht nur die eigentliche Schale, sondern auch der Deckel von vornherein vorhanden gewesen ist, sich aber allerdings häufig rückgebildet hat, ist es mir wahrscheinlich, daß der letztere ebenso zur Schale gehört, wie die Teilstücke von Chiton zu einander, oder mit anderen Worten, daß er ein Homologon ist eines Teiles der Chitonschale, während die eigentliche Schale einem anderen Teile derselben entspricht. Hier würden dann also zwei hintereinandergelegene Schalenstücke vorhanden sein, vorn die tiefe Spiralschale, hinten der flache Deckel. Die Verhältnisse liegen insofern bei Prosobranchiern anders, als der hintere Teil der Eingeweide infolge einer eigentümlichen Drehung nach vorn verschoben ist; dadurch kommt die hintere Schale unmittelbar auf die Fußmuskulatur zu liegen. Bei der nahen Verwandtschaft, welche zwischen Chitonen und Prosobranchiern unzweifelhaft besteht, glaube ich, daß diese Art der Vergleichung der Schalenstücke nicht unwahrscheinlich ist, wenn man nur den Fuß als das ansieht, was er ursprünglich jedenfalls ist, der ventrale, zu einem mächtigen Saugnapf ausgebildete Hautmuskelschlauch mit den dazu gehörenden Transversal-

muskeln. Weil man meist den Fuß für ein ventrales Anhangsgebilde hielt, indem man von modifizierteren Formen ausging, so hat man den Deckel nicht als der Schale gleichwertig, sondern als eine ventrale Bildung angesehen.

Aber was ist denn bei Gastropoden ventral, was dorsal? Diese Frage möchte ich in folgender Weise beantworten. Wie ich an anderem Orte (39) auseinandergesetzt habe, halte ich die Krause der ältesten Prosobranchier für eine aus dem mit Sinnesorganen besetzten Körperrande der Polycladen hervorgegangene Bildung. Wenn das richtig ist — und ich wüßte in der That keinen Grund, der dagegen spräche —, so wäre die Krause als Grenze zwischen Bauch- und Rückenseite anzusehen, demnach ist dorsal, was darüber liegt, somit auch der Deckel, da er bei Trochiden, wo er und die Krause zusammen vorkommen, sich über der letzteren befindet.

Ebenso wie die Chitonen sich einzurollen vermögen, wodurch sie nach allen Seiten hin geschützt sind, ist auch der Vorgang, durch den sich die Deckelschnecken in die Schale zurückziehen und diese verschließen, als ein Einrollen aufzufassen; es fehlen hier nur die Gelenke zwischen den beiden Teilstücken. Während den Chitonen die größere Zahl der letzteren einen allseitigen Schutz gewährt, vertieft sich bei den Gastropoden die Schale so weit, daß sie das ganze Tier aufzunehmen vermag. Hier haben sich Schale und Deckel mehr zu Gegenstücken ausgebildet, was übrigens schon die natürliche Folge der Spiraldrehung ist, welche beide in entsprechendem Sinne angenommen haben.

Es ist von Wichtigkeit, die Muskulatur, welche Schale und Deckel verbindet, in Zusammenhang mit der soeben mitgeteilten Auffassung zu betrachten. Wenn der Deckel eine hintere dorsale Schale ist, so muß der Verbindungsmuskel mit der eigentlichen vorderen Schale ein dorsaler Längsmuskel sein und würde den dorsalen Muskeln entsprechen, welche das Einrollen der Chitonen zu Wege bringen. Daher darf man diesen Muskel nicht mit den dorsoventralen „Schalenmuskeln“ zusammenwerfen, welche von der Schale zur Fußsohle gehen und bei deckellosen Formen ein Anpressen der ersteren an den Boden oder auch ein Zurückziehen des Weichkörpers bewirken. Béla Haller (12) bildet einen Längsschnitt durch den Fuß von Concholepas ab (Fig. 50), in welchem man neben dem Verbindungsmuskel (*a*) von Schale und Deckel von beiden zur Fußsohle ausstrahlende Muskelbündel (*m* und *c*) wahrnimmt.

Ich will hier noch einige Bemerkungen über den für die Mollusken so wichtigen Fuß beifügen, zunächst über den sogen. „Fuß“ von Proneomenia. HUBRECHT (21) beschreibt die in einer ventralen Rinne gelegene schmale, zugeschärfte Hautfalte und will dieselbe trotz des Widerspruches einiger Zoologen für ein Homologon des Molluskenfußes, demnach vermutlich die Rinne für homolog mit dem Mantelraume halten. Als ob es gar kein Kriterium für die Zulässigkeit einer solchen Homologisierung gäbe! Ueber die Verwandtschaft der Proneomenia mit Chiton ist doch wohl niemand im Zweifel; dieselbe ist dadurch, daß ich bei Chiton (Prochiton) rubicundus zahlreiche Konnektive zwischen den Bauch- und Seitensträngen gefunden habe, noch sicherer begründet worden, so daß die Nervensysteme beider Gattungen eine sehr große Aehnlichkeit zeigen. Daher muß es ohne Zweifel erlaubt sein, nach den vier Längsnervensträngen den Körper in entsprechende Abschnitte zu teilen. Der Fuß von Chiton nimmt den ganzen ventralen Raum ein zwischen den Seitensträngen, und er enthält die beiden Bauchstränge, welche seine Muskulatur innerviren; danach kann es nicht im geringsten zweifelhaft sein, daß diesem Fuße die ganze Ventralhälfte von Proneomenia homolog ist von einem Seitenstrange bis zum anderen. Dem entspricht die Muskulatur durchaus, da nicht nur zu beiden Seiten der Rinne die Längsbündel stark entwickelt sind, sondern auch die von der Rinne in regelmäßigen Abständen schräg nach den Seiten ziehenden Transversalbündel sich ganz ähnlich wie im Molluskenfuße verhalten. Die Rinne ist dann der Kriechsohle oder wahrscheinlich nur einem Teile derselben, einer bald erhaltenen, bald sich rückbildenden medianen Rinne homolog; damit stimmen auch die Drüsen überein, welche bei Proneomenia in die Rinne, bei Mollusken in die Sohle ausmünden — bei Chiton sind sie freilich rückgebildet, teilweise aber in der ontogenetischen Entwickelung nachweisbar.

Es fragt sich nur, welches die physiologische Bedeutung der Bauchfalte von Proneomenia ist; daß sie zum Kriechen nicht verwendbar ist, ist gewiß — auch darin entspricht sie dem Fuße von Chiton nicht. Wenn man beobachtet hat, daß sie hervorgestreckt und bewegt wurde, so wüßte ich nicht, welchen anderen Zweck das haben könnte als den, die Kriechfläche zu betasten. Ich halte diese Falte daher für ein sensibles Organ.

Auch der Molluskenfuß ist sensibel, und zwar häufig in solchem Maße, daß ich ihn als das Tastorgan κατ' ἐξοχήν be-

zeichnen möchte. Brock hat in einer seiner letzten Arbeiten (4) hierzu einen interessanten Beitrag geliefert. Die ursprünglich in der Sohle ziemlich gleichmäßig verteilten Sinneszellen koncentrieren sich allmählich nach dem Vorderrande hin, der beim Kriechen hauptsächlich mit Fremdkörpern in Berührung kommen muß; dieser zeichnet sich schon bei Haliotis durch großen Nervenreichtum und ein ausgezeichnetes Sinnesepithel aus. Bei höheren Tieren kann der Vorderteil des Fußes eine besonders starke Ausbildung erlangen und sich von dem zum Kriechen verwendeten Teile absetzen; dann bezeichnet ihn Brock als ein sensibles Propodium.

Dieses enthält einen starken Nervenplexus, welcher mit den Pedalganglien zusammenhängt.

Neben diesem Verhalten ist es interessant, das der Cephalopoden zu betrachten. Gegenüber anderen Autoren, welche sich über die Homologien der Arme ausgesprochen hatten — hauptsächlich ist Grobben's Vergleich mit den Cirren von Dentalium zu erwähnen —, hat Pelseneer (30) nachgewiesen, daß die Arme einem Teile des Fußes anderer Mollusken entsprechen, und Jatta (22) hat sich dem angeschlossen, da er beobachten konnte, daß die Armnerven den größten Teil ihrer Fasern aus den Pedalganglien erhalten. Ich halte dadurch die entgegengesetzten Anschauungen für genügend widerlegt. Was indessen die nähere Homologie der Arme und des Trichters mit Teilen des Gastropodenfußes angeht, so stimme ich mit Pelseneer ganz und gar nicht überein. Dieser Forscher will nämlich die Arme dem Kriechfuße und den Trichter der Krause der Rhipidoglossen homologisiren. Dabei erwähnt er des Propodiums von Natica als einer ähnlichen Bildung und bildet auch die „ganglions propédieux“ ab; es wundert mich, daß er dadurch nicht zu der ungleich näher liegenden Ansicht gekommen ist, daß die Arme einem Propodium entsprechen, der Trichter dagegen dem Kriechfuße. Pelsener's Homologisierung entspricht den Verhältnissen in keiner Hinsicht, denn während die Arme vor dem Trichter liegen, liegt die Krause neben und über dem Fuße; die Krause ist eine sensible Hautfalte, von der es unmöglich ist, sich ihren Übergang in den Trichter vorzustellen. Die Arme enthalten langgestreckte Ganglien, die sich durch die „Brachialganglien“ vorn an die Pedalganglien anschließen, den Trichter innervieren die letzteren; dagegen versorgen den Fuß der Rhipidoglossen die Pedalganglien, während die Krause ihre eigenen gangliösen Bestandteile enthält — also sind überall Unähnlichkeiten vorhanden. Bei dem von mir vorge-

schlagenen Vergleiche der Arme mit einem Propodium, des Trichters mit dem Kriechfuße fallen alle angeführten Schwierigkeiten fort; der Plexus im Propodium entspricht den Strängen in den Armen, welche ich Brachialganglien nennen will, die Präpedal- oder vorderen Fußganglien (ganglions propédieux), wie sie zu benennen sein dürften, den ebenso zu nennenden „Brachialganglien" Pelseneer's; die Lage stimmt überein, und es scheint mir auch durchaus nicht schwierig, sich die Entstehung der Arme aus einem sensiblen Propodium durch Zerteilung des Randes und die des Trichters durch Vermittelung des Verhaltens von Nautilus aus dem saugnapfförmigen Kriechfuße niederer Gastropoden vorzustellen.

Ueberhaupt ist der Molluskenfuß ein rechtes Universalwerkzeug, etwa dem Elefantenrüssel an die Seite zu stellen; er dient schon von vornherein als Haftorgan und zum Kriechen, sowie auch zum Tasten. In der Reihe der Mollusken hat er dann mannigfache Umbildungen, hauptsächlich durch besondere Entwickelung eines Randteiles des ursprünglich saugnapfförmigen Gebildes[1]), erfahren, wodurch er zu weiteren Funktionen befähigt wird, wie wir es schon soeben von den Cephalopoden gesehen haben. So dient er manchmal zu hüpfender Bewegung vermittels des bedeutend verlängerten Vorderarmes (Cardium, Strombus); in anderen Fällen ist der letztere durch seitliche Bewegungen zum Schwimmen benutzt und hat die Flosse der Heteropoden aus sich hervorgehen lassen. Da die Heteropoden (Pterotrachea) beim Schwimmen ihren Fuß nach oben kehren und denselben in ähnlicher Weise gebrauchen, wie etwa die Seepferdchen ihre Rückenflosse, so liegt hier ein ähnlicher Fall vor, wie beim Übergange der Stammform der Vertebraten von der kriechenden zur schwim-

---

1) Es herrscht in der Benennung solcher besonders ausgebildeter Teile des Molluskenfufses eine ziemliche Konfusion, namentlich im Gebrauche der Bezeichnung Epipodium; daher möchte ich mir erlauben, folgende Namen mit ihrer Definition zum allgemeinen Gebrauche vorzuschlagen. Protopodium ist der saugnapfförmige Fufs der primitiven Formen, Propodium der besonders stark entwickelte Vorderrand, gleichviel von welcher Form und physiologischer Bedeutung — die von Brock beschriebene Art mag man als sensibles Propodium von anderen unterscheiden, Metapodium der starke, oft deckeltragende Hinterrand, Parapodien die verbreiterten Seitenränder. Eine wesentlich verschiedene Bildung ist das Epipodium (Krause) der Rhipidoglossen, welches mit den Rändern des Prodopodiums gar nichts gemein hat und eigentlich überhaupt nicht zum Fufse gehört.

menden Lebensweise, darum sehr interessant, weil hier die Zwischenformen besser erhalten sind.

In einer anderen Reihe von Gastropoden haben sich die Seitenränder des Fußes — nicht etwa ein Homologon der Krause von Rhipidoglossen — stärker ausgebildet, so daß sie wie Flügel zum Schwimmen Verwendung finden; so ist es bei Opisthobranchiern, unter denen Pleurobranchus Meckelii noch deutlich die ursprüngliche Fußform behalten hat, während die Seitenränder bereits als Flossen dienen können, wie ich mich zu überzeugen Gelegenheit hatte, ähnlich bei zahlreichen Verwandten. Man kann hier die weitere Ausbildung der Flügel durch zahlreiche Übergänge bis zu der höchsten Stufe, welche sie bei Pteropoden erlangt haben, verfolgen.

Auch die fischähnliche Form des Körpers von Phyllirrhoe ist ein sehr auffälliges Beispiel von Umbildung in Folge von veränderter Lebensweise.

Mit der Ausbildung des Fußes und der Schale in der beschriebenen Weise hängt die starke Entwickelung der Transversalmuskeln zusammen.

Diesem Umstande verdanken die Mollusken das eigentümliche Bild, welches ihre Muskulatur darbietet. Da außerdem nicht nur der dorsale Teil des Hautmuskelschlauches, sondern auch oft ein Teil des ventralen durch die Schale funktionslos geworden und daher rückgebildet ist, so haben O. und R. Hertwig (18) die Muskulatur der Mollusken dazu benutzt, um einen fundamentalen Gegensatz zu derjenigen der Anneliden zu statuieren. Wenn man aus dem Verhalten des Muskelsystems auf die Verwandtschaftsverhältnisse beider Gruppen derartige Schlüsse ziehen will, wie es in der Cölomtheorie geschehen ist, so kann ich dem durchaus nicht beistimmen. Schon allein die Berücksichtigung der Solenogastres (7) ist genügend, um zwischen den beiden Entwickelungsreihen das Bindeglied herzustellen, und ich will beifügen, daß manchmal auch die Muskeln von eigentlichen Mollusken ganz regelmäßige Anordnung zeigen.

Gegenüber den Muskeln der Polycladen zeigen die der Mollusken im ganzen mehr eine Anpassung an bestimmte Organe, namentlich eine starke Ausbildung einzelner Quermuskeln und eine Beschränkung in der Zahl derselben. Während die Transversalmuskulatur von Polycladen und ebenso von Proneomenia durch ihre regelmäßige Anordnung zwischen den Darmdivertikeln

eine Segmentierung andeutet, ist durch die verschiedenartige Ausbildung dieser Bündel bei Mollusken jede Spur von Metamerie verwischt.

Mit der Muskulatur haben auch die Innervationscentren derselben sich verändert, die dorsalen sind ganz rückgebildet. In welcher Art ich mir die Veränderungen vorstelle, durch welche die verschiedenen Anordnungen des Nervensystems von Mollusken aus dem der Polycladen hervorgegangen sind, habe ich an anderer Stelle (39) auseinandergesetzt. Es sei hier nur auf den einen Punkt hingewiesen, daß die Cerebralganglien der Mollusken allem Anschein nach nicht den oberen Schlundganglien der Polycladen homolog sind, sondern daß die letzteren ganz oder doch größtenteils rückgebildet und durch neu entstandene, sich ihnen anschließende Centren ersetzt sind. Demnach verhalten sich diese Ganglien zu einander wie die von Polycladen und Ctenophoren. Die Rückbildung der Sinnesorgane, welche von diesen Centren innerviert wurden, hat auch hier das Verschwinden der letzteren veranlaßt. Die beiden ventralen Hauptstränge der Polycladen sind einerseits durch die bedeutende Verstärkung der Muskulatur, andererseits durch Ausbildung ventraler Sinnesorgane selbständiger geworden, und sie haben die ventralen Centren der Mollusken aus sich hervorgehen lassen.

Die Amphineuren und die niederen Prosobranchier (Haliotis) haben ein in hohem Maße decentralisiertes Nervensystem und schließen sich in dieser Beziehung am engsten an die Stammform an, wogegen die übrigen höher differenzierte Ganglienknoten besitzen.

Während gewöhnlich das Hauptcentrum am Vorderende der Tiere liegt, ist ein solches bei gewissen Lamellibranchiern (Pecten) am Hinterende ausgebildet, indem einerseits die Sinnesorgane, andererseits die Muskulatur hier ganz bedeutend gegen vorn überwiegt.

Für die Beziehungen der Mollusken zu anderen Tiergruppen ist am interessantesten das Nervensystem der Amphineuren, einerseits wegen seines engen Anschlusses an das der Polycladen, andererseits wegen seiner großen Ähnlichkeit mit dem von Chaetopoden. Unter ihnen zeigen die Chitonen und namentlich Proneomenia jedenfalls die ursprünglichsten Verhältnisse, während Chaetoderma eine weiter differenzierte Form darstellt.

Der Verdauungstrakt der Mollusken ist in folgender Weise von dem der Polycladen abzuleiten. Ein ausstülpbarer Rüssel

kommt bei Polycladen und bei Amphineuren vor; er mag wenigstens teilweise in beiden Gruppen homolog sein. Jedoch ist hervorzuheben, daß bei den Mollusken der Radula- und Kieferapparat neu aufgetreten ist und mit diesem mag ein erheblicher Teil des Pharynx neugebildet sein.

Bei den höheren Polycladen erstreckt sich der Hauptdarm nach LANG vom Pharynx bis nahe an das hintere Körperende. Hier hat sich alsdann das Proctodaeum ausgebildet, vielleicht bei einer Änderung der Nahrung. Zu den Mollusken hin hat sich der Darm vermuthlich in zwei verschiedenen Arten ausgebildet. Auf der einen Seite sind die vom Hauptdarm abgehenden Äste verkürzt, und zwar gleichmäßig durch den größten Teil des Körpers; dadurch ist der weite, mit regelmäßigen Einschnürungen versehene Darm von Proneomenia entstanden. Eine auffällige Uebereinstimmung besteht zwischen einem nach vorn gerichteten Blindsacke von Proneomenia und dem vorderen unpaarigen Darmaste der Polycladen.

Auf der anderen Seite sind die Darmäste an einem großen Teile völlig verschwunden, während sie an einem anderen Teile stark entwickelt bleiben. Mit der Entstehung des Afters ging ihnen in diesem Falle die ursprüngliche Bedeutung für die Fortleitung der Nährstoffe verloren und sie wurden zu Anhangsgebilden des Hauptdarmes, welche die Funktion von Drüsen übernahmen. Hauptsächlich dürfte in solcher Weise die Leber der Mollusken entstanden sein, während der Teil des Hauptdarmes, in welchen dieselbe mündet, sich zum Magen, der übrige zum Darm differenzierte.

Es ist möglich, daß der Magen schon von vornherein mit einem hinteren Blindsacke ausgestattet war, da ein solcher sich bei zahlreichen Mollusken findet. Die histologischen Verhältnisse, namentlich die Differenz zwischen den Epithelien des Magens und der Leber gegenüber dem mehr gleichmäßigen Verhalten bei den Polycladen, lassen sich mit meiner Anschauung recht wohl vereinigen.

Eigene Athmungsorgane sind bei Polycladen noch nicht vorhanden; die allgemeine Hautwimperung wird dem Athmungsbedürfnis jedenfalls so günstige Bedingungen gewähren, daß die Sauerstoffaufnahme durch die Haut genügt. Das ändert sich mit der Ausbildung einer starken Cuticula. Es sind nunmehr zur Vergrößerung der Oberfläche Fortsätze für eine lokalisierte Respiration entstanden, und zwar bei Mollusken ursprünglich zwei in

der Analgegend. An denselben wurde durch Entwickelung von zwei Reihen von Fäden oder Blättern eine weitere Vergrößerung der respiratorischen Oberfläche bewirkt. Diese beiden Abdominalkiemen mögen ursprünglich vielleicht als Taster fungiert haben, wofür der Umstand sprechen dürfte, daß sie in der Regel mit einem Sinnesorgan, nämlich dem SPENGEL'schen „Geruchsorgan", verbunden sind. Sie sind bei den Solenogastres und bei vielen Mollusken erkennbar, während die zahlreichen neben dem Fuße gelegenen Kiemen von Chiton wahrscheinlich eine andere Entstehung haben (39, p. 411).

Athmungsorgane können als solche nur dann existieren, wenn durch ein Blutgefäßsystem die mit Sauerstoff beladenen Säfte auch entfernteren Körperteilen wie durch eine Röhrenleitung zugeführt werden. Aus den Verhältnissen, welche das Cirkulationssystem der Mollusken zeigt, scheint mir unwiderleglich hervorzugehen, daß es in unmittelbarem Anschluß an die Kiemen entstanden sein muß. Im einfachsten Falle nämlich ist ein hinten gegabeltes Rückengefäß vorhanden, dessen Hinterenden in die Kiemen hineinreichen und in welchem ein Teil durch stärkere Ausbildung einer Muskulatur und von Klappen zum Herzen geworden ist. Dieser muskulöse Teil hat, wie das von vornherein zu erwarten ist, jedenfalls dicht vor den Kiemen gelegen, aus denen er das Blut nach vorn zu schaffen hatte, dort wo die beiden Aste noch getrennt waren, und mit dieser Lage hängt es zusammen; daß die Mollusken ursprünglich zwei Herzen besessen haben, für jede Kieme ein eigenes. Ob noch früher das ganze Rückengefäß pulsierte, ist für die Mollusken nicht nachweisbar.

Die beiden Herzen haben sich freilich in den meisten Fällen einander genähert und sind zu einem verschmolzen, analog manchen anderen ursprünglich paarigen Organen, z. B. den Keimdrüsen. Jedoch scheinen mir gewisse Verhältnisse nur durch die Annahme einer ursprünglichen Duplicität des Herzens erklärbar. In erster Linie gilt das von dem Doppelherzen der Gattung Arca. Daß diese zu den ältesten Muscheln gehört, wird jetzt allgemein anerkannt, und da hier die beiden primitiven Abdominalkiemen vorhanden sind, so liegt von vornherein kein Grund vor, warum der hier in Rede stehende Teil des Gefäßsystems nicht ursprüngliche Verhältnisse bewahrt haben sollte. Einmal ist es mir höchst unwahrscheinlich, daß — namentlich bei Berücksichtigung der sonstigen Ursprünglichkeit in den Organisationsverhältnissen von Arca — ein einheitliches Herz etwa durch hinter ihm gelegene

Muskeln in zwei Hälften geteilt werden sollte; man stelle sich das nur von anderen Tieren, beispielsweise von Vertebraten vor, ich glaube nicht, daß man einen solchen Vorgang wahrscheinlich finden wird. Dagegen will ich gern gelten lassen, daß durch solche Muskeln eine Verbindung zweier ursprünglich getrennter Herzen verhindert werden kann. Sodann scheint mir eine solche Annahme auch aus anderen Gründen zu verwerfen. Es ist durch ZIEGLER (41) die ontogenetische Entwickelung des Pericardiums von Cyclas aus zwei symmetrischen Bläschen nachgewiesen; ein entsprechendes phylogenetisches Stadium mit zwei Pericardien ist bei Arca zeitlebens erhalten und daher ohne Zweifel als primitiv anzusehen. Wie ist das aber mit der Annahme eines unpaarigen primitiven Herzens vereinbar?

GROBBEN (8) hat sich für die Annahme eines ursprünglich einheitlichen Herzens ausgesprochen, jedoch sind die von ihm angeführten Gründe höchst zweifelhafter Art. Als einen solchen führt er an, daß „bei den mit den Mollusken verwandten, einfachere Bauverhältnisse aufweisenden Anneliden" das Gefäßsystem ursprünglich ein weiter Blutsinus ist, „welcher in der Muscularis des Darmes selbst gelegen ist und ringsum den Darm umgiebt. — Danach wäre sehr leicht das einfache Herz der Lamellibranchier aus einem ringförmigen Darmblutsinus entstanden zu erklären und seine ursprüngliche Einfachheit folgert daraus von selbst." Wodurch beweist GROBBEN aber wohl seine Behauptung, daß die Anneliden in dieser Beziehung ursprünglichere Verhältnisse zeigen, als die ältesten Mollusken? Das ist mir vollkommen unklar und ich muß diese Behauptung vorläufig als unbewiesen hinstellen. Kaum anders steht es mit der Ansicht, daß bei Anneliden der Darmsinus ohne dorsale Gefäße gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten ein primäres, die Duplizität des Rückengefäßes dagegen ein sekundäres Verhältnis darstellt. Außerdem sieht GROBBEN die Paarigkeit des Pericards von Arca als ursprünglich an, dagegen soll „die Duplizität des Herzens aus der Erhaltung eines ontogenetischen Stadiums durch Bildungshemmung zu erklären" sein, „hervorgerufen durch die mächtige Entwickelung des hinteren Retractors, welcher sich weit nach vorn hin ausdehnt".

Gegen die letzte Annahme habe ich mich bereits ausgesprochen. Ich will nun nachzuweisen versuchen, daß die Cirkulationsverhältnisse der Mollusken nicht in der von GROBBEN vertretenen Art auf die von Anneliden zurückführbar sind. Betrachten

wir die Gefäße der Solenogastres neben denen von Arca, so finden wir in beiden Fällen den innigen Zusammenhang der dorsalen Gefäße, welche das Centrum der Cirkulation enthalten, mit den beiden Abdominalkiemen, dagegen fehlt eine Beziehung des Herzens zu einem Darmsinus vollkommen. Ich behaupte daher, daß die dorsalen Gefäße der Mollusken die Bedeutung haben, welche ich ihnen schon oben zugesprochen habe: das sauerstoffreiche Blut aus den Kiemen den vorderen Teilen des Körpers zuzuführen (vgl. 15, p. 158), und daß sie im Anschluß an diese Funktion entstanden sind. Vorn laufen sie in Lakunen aus, und durch diese kehrt das Blut zu den Kiemen zurück; mit diesem Lakunensystem hängt auch der Darmsinus zusammen. Das ganze System unregelmäßiger Hohlräume stellt vermutlich eine primäre Leibeshöhle dar. Wenn in einer solchen eigentliche Gefäße entstehen, gleichviel auf welche Weise, so mag es wohl möglich sein zu behaupten, sie entständen aus einem Darmsinus, weil dieser den Hauptteil des Hohlraumsystems darstellte.

Bei dem mit Arca nächstverwandten Pectunculus zeigt das einheitliche Herz auch darin nicht die Eigenschaften eines Darmsinus, daß sein Hohlraum vom Darme durch eine starke Ringmuskulatur und teilweise auch durch eine Längsmuskellage getrennt ist.

Weiter fragt sich dann, wie bei meiner Auffassung das vom Darme durchbohrte Herz vieler Mollusken zu erklären ist, da ich die unmittelbare Entstehung aus einem Darmsinus verwerfe. Diese Frage beantwortet sich leicht genug bei Berücksichtigung der aus den Herzen entspringenden Arterienstämme von Arca. Diese teilen sich sogleich nach ihrem Ursprunge in zwei Äste, von denen der eine im Bogen nach vorn, der andere nach hinten geht; ersterer vereinigt sich mit dem der anderen Körperhälfte dorsal von Magen und Leber, letzterer dagegen ventral vom Darme, so daß dieser zwischen den vorderen und hinteren Arterien hindurchzieht. Es ist nun doch verständlich, daß bei einer gegenseitigen Annäherung der Herzen bis an den Darm die Ursprünge der Arterien vorn über, hinten unter dem Darm sich erweiterten, bis die pulsierenden Räume miteinander zu einem verschmolzen; so ist ganz einfach das vom Darme durchbohrte Herz höherer Lamellibranchier und ähnlich auch das mancher Prosobranchier entstanden. Bedingung für den beschriebenen Vorgang ist nur das Vorhandensein der hinteren Arterien, welche jedenfalls als Äste der vorderen entstanden sind, gleichzeitig mit einer Verschiebung des Herzens

nach vorn, wodurch das hintere Körperende eine besondere Versorgung mit arteriellem Blute benötigte.

Da einige Muscheln, namentlich Nucula (29) und Melagrina (28), zwei Gattungen, welche neben Arca zu den primitivsten gehören, ein nicht vom Darme durchbohrtes Herz besitzen, so liegt auch darin ein schwerwiegender Grund gegen die Annahme eines ursprünglich durchbohrten Herzens, denn man kann wohl von dem Verhalten bei Arca aus dieses Undurchbohrtsein erklären, indem man, wenigstens für Nucula, annimmt, daß nur über dem Darme den vorderen Aorten entlang die beiden pulsierenden Räume sich zu einem queren Stamme miteinander vereinigt haben, von welchem die vordere und die hintere Aorta unsymmetrisch abgehen, während ein unpaariges durchbohrtes Herz hierfür nicht gut zum Ausgang genommen werden kann.

Da bei Solenogastres die hinteren Arterien nicht entwickelt sind, so ist natürlich das Herz nicht vom Darme durchbohrt.

Das Resultat dieser Betrachtung über das Cirkulationssystem der Mollusken ist also dieses: In Zusammenhang mit einem Kiemenapparate sind die Blutgefäße entstanden, und zwar hat ursprünglich vor jeder der beiden Abdominalkiemen ein Herz gelegen.

Im Anschluß hieran soll nun das Perikard der Mollusken besprochen werden, welches für die vergleichende Anatomie von weitgehendem Interesse ist. Im ganzen schließe ich mich dabei an Grobben's Ausführungen (9) an, welche sich in erster Reihe auf die Untersuchung der Cephalopoden stützten. Den Hauptpunkt für unsere Betrachtung enthält Grobben's Satz: „In dem Umstande, daß die Höhlung der Geschlechtsdrüse noch als Teil der großen Leibeshöhle erscheint, spricht sich ein phyletisch alter Zustand im Bau des Geschlechtsapparates bei den Cephalopoden aus, welcher an die einfachsten Verhältnisse der Würmer anschließt."

Mir scheint ein höchst wichtiger Zustand bei den Solenogastres erhalten zu sein, welcher mit unwesentlichen Änderungen als Ausgangspunkt für dieses Organsystem der Mollusken angesehen werden kann. Bei Proneomenia ist nach Hubrecht's (21) und Hansen's (13) Beschreibung eine doppelte, lang gestreckte Zwitterdrüse vorhanden. Am hinteren Ende hängt der Hohlraum derselben durch zwei Gänge mit dem Pericard zusammen, welches durch zwei Ausführungsvorgänge in die Afterhöhle mündet. Diese letzteren haben vielleicht mehrere Funktionen übernommen, indem sie teilweise als Eiweissdrüse,

teilweise als Nieren zu dienen scheinen. Hier ist demnach das Perikard mit den Nephridien ein Teil der Keimdrüsenhöhle, resp. von deren Ausführungsgängen.

Bei Chaetoderma ist durch Vereinigung der paarigen Drüsen, sowie durch die Trennung der Geschlechter eine höhere Differenzierung ausgedrückt. Kopulationsorgane sind, wie gewöhnlich auch bei Polycladen, vorhanden, aber nicht überall in gleicher Entwickelung. Die von Neomenia scheinen am besten ausgebildet zu sein; es findet sich ein doppelter Penis, sowie ein weibliches Kopulationsorgan nebst Receptaculum seminis.

Mit den Polycladen verglichen finden wir hier eine Reihe wichtiger Differenzen. Die zahlreichen zerstreuten Keimdrüsen haben sich vermutlich mit den Uteri vereinigt und sind dahin gerückt, wo ihnen durch die Nähe des Verdauungstraktes und der Arterien die günstigsten Bedingungen geboten sind, an die Dorsalseite. Die hinteren Abschnitte der Höhlungen sind zu den neuentstandenen Herzen in Beziehung getreten und haben sich zu den ursprünglich paarigen Perikardien ausgebildet.

Mit der Entstehung von Cirkulationsorganen hängt auch die Umbildung der Ausführungsgänge zu einem exkretorischen Apparate zusammen. Während bisher durch die im ganzen Körper verbreiteten Exkretionsröhren (Pronephridien) der Turbellarien die fortzuschaffenden Stoffe am Orte ihrer Entstehung aufgenommen wurden, werden sie nunmehr durch das Blut weiter transportiert, um an der günstigsten Stelle abgeladen zu werden; hierzu eigneten sich jedenfalls die Ausführungsgänge der Keimdrüsen am besten. Dieselben paßten sich nach und nach dem Geschäfte der Exkretion an, ohne doch ihre ursprüngliche Bedeutung für die Ausleitung der Keimstoffe sogleich aufzugeben. Das ist erst weiterhin geschehen, indem sich von der Keimdrüse eigene Ausführungsgänge entwickelten, wie es bei den höheren Mollusken und auch schon bei Chiton der Fall ist. Die Kopulationsorgane wurden dadurch von der Keimdrüse getrennt und bildeten sich zurück. Jetzt hat sich also die ursprünglich einheitliche paarige Anlage jederseits in eine Keimdrüse mit einem Ausführungsgange und ein Perikard mit Nephridium gesondert. In der Folge nahm auch das Epithel im Pericardium exkretorische Funktion an, wodurch die Perikardialdrüse der Mollusken entstanden ist.

Wir haben hier wiederum ein höchst wichtiges Beispiel von Substitution von Organen vor uns: die Pronephridien werden ersetzt durch die Nephridien in Verbindung mit dem cirkulierenden

Blute. Sie bilden sich daher zurück und sind nur noch in der ontogenetischen Entwickelungsgeschichte der Mollusken nachweisbar.

Verwandtschaftliche Beziehungen der Amphineuren.

Es wurde soeben gezeigt, wie die Organe der Mollusken auf die der Turbellarien, speziell der kotyleen Polycladen, zurückführbar sind. Wir haben gesehen, daß im ganzen die Amphineuren die meisten Anknüpfungspunkte darbieten. Diese Gruppe zeigt aber auch höchst interessante Beziehungen zu anderen Stämmen, welche sich aus den Polycladen herausgebildet haben. Einige dieser Beziehungen sollen noch von vergleichend anatomischem Standpunkte aus erörtert werden, ehe ich mich zu der phylogenetischen Bedeutung der Trochophora wende.

Die Solenogastres stehen in der That so in der Mitte zwischen den Typen der Würmer und der Mollusken, daß man sie ebensogut zu dem einen wie zu dem anderen stellen kann. Die nahe Beziehung zu den Chitonen ist der Hauptgrund, daß sie zu den Mollusken gerechnet werden. Zu verschiedenen Gruppen von Würmern hin sind indessen ihre verwandtschaftlichen Beziehungen auch recht nahe, so zunächst zu Chaetopoden, weiter zu Nemertinen, und jedenfalls sind auch die Nematoden sowie die Gastrotrichen und die mit ihnen verwandten Rotatorien mit ihnen auf gemeinsame Stammformen zurückführbar. Auch von anderen Phylen ist es wohl möglich, daß sie mit den Solenogastres verwandte Stammformen besaßen, jedoch ist das teils noch zu unsicher, teils würde es mich zu weit führen, hier auf diese Fragen einzugehen.

Die Nemertinen unterscheiden sich zwar in einigen Organen wesentlich von den Solenogastres, so durch den Mangel von Seitennerven — die Längsstämme entsprechen ohne Zweifel den Bauchsträngen der Amphineuren —, das wimpernde Epithel der Oberfläche, den eigentümlichen Rüssel, die zahlreichen Keimdrüsen mit entsprechenden Öffnungen, jedoch zeigen sie auch einige durch die gemeinsame Abstammung zu erklärende Ahnlichkeiten, so die regelmäßige Aufeinanderfolge gleichwertiger Abschnitte, von denen jeder einen Teil des Darmes mit zwei Divertikeln und die zwischen den letzteren angehefteten Quermuskeln enthält.

Zwischen beiden Gruppen steht der Stamm der Anneliden, von welchem nach beiden Seiten hin, hauptsächlich aber zu den Solenogastres, Verwandtschaftsbeziehungen nachzuweisen sind. Mit

diesen stimmt überein die größtenteils cuticularisierte Epidermis (Hypodermis) und das Vorhandensein von Spicula (Borsten). Wimperung ist noch mehr reduziert als bei den Mollusken. Solche ist bei einigen sedentären Polychaeten in einer Bauchrinne erhalten, welche ohne Zweifel der von Proneomenia homolog ist und welche auch bei manchen anderen Polychaeten vorkommt. Die Borsten stehen auf Fortsätzen (Parapodien) im Gebiete der Seitenlinie; in entsprechender Lage befindet sich der Mantel von Chiton, welcher mit Spicula und, wie ich beschrieben habe (39, p. 391), bei Chiton (Prochiton) rubicundus auch mit beweglichen Nadeln besetzt ist. Sowohl bei Mollusken wie bei Chaetopoden sind die Spicula, welche bei Proneomenia in der ganzen Peripherie verteilt sind, auf bestimmte Stellen beschränkt. Amphineuren und Chaetopoden haben in der Seitenlinie nervöse Elemente; diese versorgen bei Chiton den Mantel und die Kiemen, bei Polychaeten die Parapodien und die Cirren, welche bald zu Kiemen, bald zu Seitenorganen umgebildet sein können. Die Cerebralganglien und die Bauchstränge von Proneomenia sind wahrscheinlich denen von Anneliden homolog.

Die transversalen Muskelstränge, welche von der ventralen Mitte zur Seitenlinie ziehen, sind ohne Zweifel homolog. Auch ventrale oder dorsale Horizontalmuskeln, welche bei Mollusken manchmal sehr stark entwickelt sind, kommen bei Polychaeten vor. Parapodialmuskeln mögen — wenigstens teilweise — den Mantelmuskeln von Chiton entsprechen. Die Solenogastres haben einen sehr wohl ausgebildeten Hautmuskelschlauch; eine Differenz mit dem der Polychaeten ist durch die stärkere Entwickelung der Längsmuskulatur und Rückbildung der beiden zwischen den Ring- und Längsmuskeln gelegenen schrägen Faserlagen bei den letzteren hervorgerufen — auch in dieser Beziehung stellen die Anneliden den höheren Zustand dar.

Parenchymatisches Gewebe ist in beiden Gruppen bald mehr, bald weniger entwickelt, oft bei Anneliden kaum wahrnehmbar.

Auch im Verdauungstraktus zeigen sich mannigfache Übereinstimmungen. In beiden Gruppen ist ein ausstülpbarer Pharynx mit zwei starken lateralen Drüsen, manchmal auch mit einer mediodorsalen und mit verschiedenartigen Hartgebilden (Kiefer, Reibplatte) entwickelt. Der Mitteldarm der Chaetopoden zeigt häufig dieselben regelmäßig angeordneten Ausbuchtungen wie bei Proneomenia. Eine ähnliche Lage des Afters wie bei Solenogastres wird jeden-

falls auch bei Anneliden die ursprüngliche gewesen sein, auf der Unterseite etwas vor dem Hinterende.

Es ist ferner bei Chaetopoden häufig ein pulsierendes Rückengefäß vorhanden, welches wie bei Mollusken das Blut von hinten nach vorn treibt. In manchen Fällen fehlen eigentliche Gefäße ganz, in anderen sind diese sehr hoch entwickelt, wir haben indessen Grund, anzunehmen, daß beide Extreme sekundäre Erwerbungen sind, das eine durch Rückbildung (6), ähnlich wie bei Dentalium unter den Mollusken, das andere durch Weiterbildung, und daß ein ganz ähnliches Verhalten, wie wir es bei Mollusken als primitives bezeichneten, auch für Anneliden als das primäre anzusehen ist. Dafür spricht die Entwickelungsgeschichte des Rückengefäßes, welches aus zwei symmetrischen Anlagen entsteht, die sich von vorn nach hinten fortschreitend miteinander vereinigen; ein hinten gespaltenes Rückengefäß bleibt auch bei manchen Polychaeten zeitlebens erhalten. Ich vermute, daß für die Chaetopoden eine ebensolche Entstehung des Rückengefäßes anzunehmen ist wie für die Mollusken, und daß ursprünglich auch bei ihrer Stammform zwei neben dem After gelegene Kiemen vorhanden waren, welche allerdings, wie es scheint, nicht mehr nachgewiesen werden können, aber dieselben sind auch bei Proneomenia schon undeutlich, so daß es schwer ist, sie wahrzunehmen (13).

Sekundär treten an verschiedenen Stellen bei Polychaeten Kiemen auf, neben umgewandelten Cirren in der Seitenlinie wie bei Chitonen hauptsächlich Fortsätze am Kopfe. Hierfür finden wir auch bei Mollusken Analoga, freilich wohl keine eigentlichen Homologa; es mögen zwar Anfänge von solchen Bildungen etwa in Form einer Kopffalte bei den gemeinsamen Urformen — bei Proneomenia stehen vor dem Rüssel in der Mundhöhle Cirren, welche vielleicht hierher zu rechnen sind — vorhanden gewesen sein, sich aber zu kiemenartigen Organen in mehreren Gruppen gesondert umgewandelt haben, so in der Reihe der siphoniaten Lamellibranchier (Mundlappen), bei Dentalium (Cirrenapparat), bei tubicolen Polychaeten. Mit der Ausbildung von Kiemen am Kopfe wurde der ventrale Teil des Blutgefäßsystems arteriell, wodurch weitere Umbildungen hervorgerufen werden konnten, auf welche hier nicht eingegangen werden soll.

Dem Tractus urogenitalis mit dem Pericard von Mollusken entspricht die sogenannte Leibeshöhle der Chaetopoden mit den Segmentalorganen. Durch einen Vorgang, welchen man der Abtrennung der Keimdrüse vom Perikard bei Mollusken vergleichen

kann, ist die Keimdrüse der Anneliden in zahlreiche Metameren zerfallen, welche der Anordnung der anderen Organe entsprechen. Die vermutlich zuerst jederseits einheitliche, aber mit regelmäßigen Aussackungen versehene Keimdrüse, welche sich durch den ganzen Rumpfteil des Leibes erstreckte, ist sehr vergrößert worden und die Einschnürungen wurden gleichzeitig tiefer, bis jede Höhlung in eine Anzahl von Folgestücken zerfiel. Diese sind zunächst wahrscheinlich alle gleichwertig gewesen und erst sekundär haben sich in manchen Fällen die Keimstoffe auf einen Teil der Abschnitte beschränkt, während die übrigen andere Funktionen erhielten, ähnlich dem Perikard der Mollusken; hauptsächlich nahmen die Wandungen, wie es auch bei Mollusken der Fall ist, exkretorische Thätigkeit an. Jeder Teil erhielt seinen eigenen Ausführungsgang, welcher durchaus denselben Typus zeigt wie bei Mollusken: zu innerst ein wimpernder Trichter, dann ein drüsiger Abschnitt, endlich ein vom Ektoderm stammender Endteil. Durch diese ganz außerordentliche Übereinstimmung des Tractus urogenitalis von Mollusken mit der Leibeshöhle der Anneliden wird deren Homologie über allen Zweifel erhoben. Das scheint auch bereits von manchen Forschern anerkannt zu sein; so schreibt Hatschek (16, p. 90): „Die sekundäre Leibeshöhle verhält sich wie die Höhle der Geschlechtsdrüse der niedrigeren Formen", weil an ihrer Wandung die Geschlechtsprodukte entstehen und bei ihrer Reife in dieselbe gelangen. Eine ähnliche Anschauung hat Grobben (10), da er erklärt, der Perikardialraum der Mollusken müsse als sekundäre Leibeshöhle angesehen werden.

Es dürfte hier am Platze sein, eine Bemerkung über die sekundäre Leibeshöhle im allgemeinen beizufügen. Wir können diese Höhle der Anneliden als unzweifelhaftes Homologon der Keimdrüsen-(Uterus-)Höhlung niederer Würmer bezeichnen. Bei diesen hat aber doch sicherlich der fragliche Hohlraum mit dem Verdauungstrakt nichts zu schaffen, und es ist daher eine unzweifelhafte Thatsache, daß die Leibeshöhle der Anneliden nicht als Enterocöl bezeichnet werden darf, wenn man mit diesem Worte den Begriff einer Entstehung der Leibeshöhle aus einem Teile der ursprünglichen Darmhöhle verbindet. Nimmt man dagegen von dieser Erklärung des Enterocöls Abstand und hält die Leibeshöhle der Anneliden für ein Homologon derjenigen von Chaetognathen, Vertebraten etc., so kann die letztere phylogenetisch nicht aus Teilen des Gastrovascularsystems niederer Tiere entstanden sein. Es bleibt entschieden nur die eine Möglichkeit

für eine Homologisierung der Leibeshöhle der Vertebraten, nämlich entweder ist sie derjenigen der Anneliden homolog und kein Abschnitt einer primitiven Darmhöhlung, oder sie ist das letztere und dann nicht homolog der Leibeshöhle von Anneliden und dem Pericard der Mollusken. Ich will mich hier nicht für die eine oder die andere Anschauung entscheiden, sondern nur hervorheben, daß sie einander ausschließen, wie ich es soeben ausgeführt habe. Ganz unmöglich erscheint es mir nicht, daß die aus Urdarmdivertikeln entstandene Leibeshöhle von Amphioxus abgeschnürten Darmästen von Polycladen homolog wäre und daß mit der Leibeshöhle der Anneliden nur eine weitgehende Analogie besteht, welche namentlich auch im exkretorischen System von Vertebraten und Anneliden sich ausspricht, jedoch scheint im ganzen die Homologie mehr für sich zu haben.

Nach dieser kurzen Abschweifung kehre ich zu den Verwandtschaftsbeziehungen der Amphineuren zurück. In den angeführten, der vergleichenden Anatomie entnommenen Gründen für die Verwandtschaft mit Anneliden kommt endlich die so weitgehende Übereinstimmung der Larven von Mollusken und Anneliden in allen wesentlichen Punkten, daß man aus diesem Grunde allein schon eine nahe Verwandtschaft annehmen dürfte, wievielmehr bei Hinzuziehung der vorher mitgeteilten Übereinstimmungen. Von einer gemeinsamen Stammform aus, welche zwischen Polycladen und Amphineuren gestanden hat, haben sich ohne Zweifel die beiden Stämme der Mollusken und Anneliden entwickelt; im ersteren ist jede Andeutung einer metamerischen Anordnung unterdrückt, während im letzteren aus einer solchen unvollkommenen Metamerie, wie sie bei Polycladen und bei Solenogastres sich häufig findet, die Segmentbildung der Anneliden hervorgegangen ist, indem alle Organe des Rumpfes sich der zuerst von dem Verdauungstrakt und seinen Aufhängemuskeln angedeuteten Anordnung anschlossen.

Man hat gewöhnlich die Anneliden in nähere Beziehung zu den Nemertinen gebracht, indessen halte ich die Ähnlichkeit mit diesen für lange nicht so weitgehend, wie die mit den Amphineuren. Ein Organ will ich hervorheben, welches bei Anneliden und Nemertinen jedenfalls homolog ist, den Mollusken aber fehlt: die Kopfgruben oder „Seitenorgane“, wie sie bei Nemertinen mit einem wenig empfehlenswerten Namen bezeichnet werden. Es ist möglich, sogar wahrscheinlich, daß in der ontogenetischen Entwickelung gewisser Mollusken, z. B. von Dentalium (24), Helix (25)

die „Cerebraltuben“ Reste dieser Kopfgruben sind, indessen scheinen mir ganz zwingende Beweise dafür noch nicht erbracht zu sein. Die wimpernde Epidermis der Nemertinen, den Rüssel, die Verhältnisse des Cirkulations- und Nervensystems halte ich für recht erhebliche Differenzen von den Anneliden. Die Leibeshöhle der Nemertinen ist ohne Zweifel eine primäre, demnach nicht der von Anneliden homolog. Die nach HUBRECHT (20) in den Dissepimenten, welche in zwei Blätter gespalten sind, liegenden Geschlechtsdrüsen der Nemertinen mit dorsalen Öffnungen entsprechen in der Lage nicht den zwischen den Dissepimenten gelegenen Abschnitten der Keimdrüse oder sekundären Leibeshöhle der Anneliden. Aus diesen Gründen nehme ich an, daß der Stamm der Nemertinen, welcher sich eng an die Turbellarien anschließt, von dem Mollusken-Anneliden-Stamme sich früher abgetrennt hat, als dieser in seine beiden Aste zerfallen ist.

Von eben diesem Stamme ist ohne Zweifel auch die Würmergruppe abgezweigt, welche aus den vier Asten der Gastrotrichen und Rotatorien, der Echinoderen und Nematoden besteht. Die beiden ersten zeigen durch teilweise Erhaltung des wimpernden Epithels nähere Beziehungen zu den Turbellarien, als die beiden anderen. Doch ist der Bau der Leibeswand so eigentümlich und abweichend von dem der Turbellarien, Anneliden und Mollusken, daß man auch deshalb diese Gruppe nur als eine Abzweigung des Hauptstammes, nicht als Urformen ansehen kann. Alle haben die Pronephridien behalten und schließen sich dadurch noch näher an die Turbellarien als die Solenogastres. Die primäre Leibeshöhle, welche bei Polycladen wie bei Ctenophoren noch kaum angedeutet ist, hat sich zu einem weiten Hohlraume ausgebildet.

Die Gastrotrichen sind neuerdings von ZELINKA (40) ausführlich beschrieben. Danach ist ihre nahe Verwandtschaft mit Rotatorien genügend festgestellt, denen gegenüber sie im ganzen einen primitiveren Zustand bewahrt haben. Die Unterschiede in der Form sind durch Anpassung an verschiedene Lebensweise hervorgerufen: die Gastrotrichen sind freibeweglich, die Rädertiere häufig und jedenfalls ursprünglich festsitzend. Nur durch die festsitzende Lebensweise können die Besonderheiten der Rotatorien genügend erklärt werden; durch Festsetzung ist der langausgezogene Fuß mit dem Haftapparat am Ende, die starke Kontraktilität des Leibes und ihre wichtigste Eigentümlichkeit, der retraktile Wimperapparat, erklärbar. Die freibeweglichen Formen sind jedenfalls nicht die primitiven; das Kriechen der Rotatorien kann

nicht als eine ursprüngliche Art von Bewegung angesehen werden, während das Schwimmen durch Cilienbewegung in der That einige Ähnlichkeit mit dem der Ctenophoren und der Wimperlarven zeigt.

Gastrotrichen und Rotatorien verhalten sich zu einander wie die hypotrichen Infusorien zu den peritrichen, wie diese sind beide Gruppen aus holotrichen Formen (Turbellarien) hervorgegangen: ein hübsches Beispiel für Analogien, welche durch Anpassung an ähnliche Lebensweise entstanden sind.

Durch den Besitz von Pronephridien schließen sich die in Rede stehenden Tiere eng an die Turbellarien, stellen ihnen gegenüber indessen einen bedeutend höheren Zustand dar, der sich schon auf den ersten Blick in der hohen Konzentration der Organe ausspricht. Das Gehirn am Vorderende ist aller Wahrscheinlichkeit nach dem der Turbellarien homolog, ebenso die ursprünglich paarigen Augen von Rotatorien denen der letzteren. Die ventrale Bewimperung und die dorsalen Hartgebilde der Gastrotrichen sind ähnlich wie bei Mollusken. Im Vorderdarm sind verschiedenartige feste Körper entstanden wie bei Mollusken und Anneliden. Der dreiseitige Ösophagus (Gastrotrichen und Nematoden) scheint auch bei Mollusken angedeutet zu sein. Am Mitteldarm sind die zahlreichen Divertikel verschwunden, statt ihrer treten manchmal zwei Blindsäcke auf, während ein Enddarm und eine bei Rotatorien stark entwickelte Afterhöhle entstanden ist. Vielleicht ist die Schwanzgabel mit den beiden Abdominalkiemen der Mollusken auf dieselbe Anlage zurückzuführen, wenn auch beide Organe ganz verschiedene Funktionen angenommen haben; immerhin ist das zweifelhaft. Die einfache Keimdrüse zeigt eine weitgehende Rückbildung; ebenso ist die Trennung der Geschlechter und deren Dimorphismus, sowie endlich die Entwickelungsgeschichte ein derartiger Beweis für einen phyletisch abgeleiteten Zustand der Gastrotrichen und Rotatorien, daß ich nicht verstehe, wie man diese Tiere als Urformen bezeichen konnte und von ihnen die Turbellarien herleiten will. Die direkte Entwickelung der Rotatorien kann selbstverständlich nicht ebenso wie die der Ctenophoren als eine primäre aufgefaßt werden, darüber brauche ich wohl kaum ein Wort zu verlieren. Tessin (38) hat auf die neben dem Munde gelegenen Lappen der Embryonen hingewiesen als auf einen Rest der entsprechenden Bildungen der Turbellarienlarven, und auf die eigentümliche Mesodermbildung bei Rotatorien „am vorderen Rande des Prostoma“, welche sich nur entwickelt haben kann „aus einer

ganz niederen, noch nicht lokalisierten Bildungsweise des Mesoderms, wie wir sie bei den Turbellarien antreffen".

Aus der flimmernden Umgebung des Mundes hat sich der Räderapparat der Rotatorien herausgebildet, wie schon gesagt ist, ganz in der Art wie bei Vorticellen, um den festsitzenden Tieren die Nahrung herbeizustrudeln; erst in zweiter Reihe wird dieser Apparat auch zur Fortbewegung der losgelösten Tiere benutzt.

Zu dem Tentakelkranz von Bryozoen zeigt der Räderapparat vermutlich eine genetische Beziehung. Eine entferntere Ähnlichkeit hat dieser Apparat auch mit den Mundlappen der Muscheln, denn einerseits muß auch von diesen Tieren angenommen werden, daß sie ursprünglich durch Vermittelung des Byssus festgesessen haben, andererseits ist auch hier eine zum Munde führende Wimperrinne vorhanden. Auf die Beziehung des Wimperapparates der Rotatorien zu dem der Trochophora werde ich später eingehen.

Die flimmerlose Haut der Echinoderen und Nematoden nähert diese Tiere mehr den Solenogastres, mit denen sie außerdem noch andere Ähnlichkeiten zeigen. REINHARD's Arbeit (33) über Echinoderes enthält eine Auffassung von der systematischen Stellung dieser Tiere, welche ich unmöglich teilen kann. Sie werden zu den Anneliden in nächste Beziehung gebracht. Dagegen ist zu bemerken, daß die Hauptcharaktere der Anneliden, die sekundäre Leibeshöhle mit den Segmentalorganen und das Bauchmark, den Echinoderen fehlen, während der Rüssel, die cuticularisierte Epidermis und die Borsten durchaus nicht auf die Chaetopoden beschränkt sind, abgesehen davon, daß die Leibeswand und die Borsten in beiden Gruppen völlig verschieden gebaut sind. Die Gliederung der Echinoderen ist sicherlich derjenigen der Anneliden nicht entsprechend, eben weil keine sekundäre segmentierte Leibeshöhle vorhanden ist. Desgleichen sind die Exkretionsorgane keine Nephridien, sondern Pronephridien [1]), wie schon daraus hervorgeht, daß sie nicht mit offenen Wimpertrichtern versehen, sondern am inneren Ende geschlossen sind. Durch diese Pronephridien ist die systematische Stellung der Echinoderen zur Genüge gekennzeichnet, sie müssen in die Nähe der Gastrotrichen gestellt

---

1) Eine scharfe Unterscheidung von Pronephridien und Nephridien halte ich für durchaus notwendig, wenn mir auch der praktische Wert einer systematischen Verwendung dieses Kennzeichens (15) zweifelhaft ist.

werden, da die exkretorischen Organe in beiden Gruppen am meisten Ähnlichkeit zeigen; bei Echinoderen sind sie aufs äußerste verkürzt. Die regelmäßige Anordnung der Quermuskeln ist ebenso wie der Rüssel ein Erbteil von den Vorfahren, die zwischen den Polycladen und Amphineuren an den Hauptstamm anknüpfen, wie schon auseinandergesetzt wurde.

Nicht weit davon ist die Abtrennung des Nematodenzweiges zu suchen. Als Ähnlichkeiten mit den Solenogastres sind der doppelte männliche Begattungsapparat, die Seitennerven, die von der Bauchlinie entspringenden Transversalmuskeln, die Ventraldrüse von Meeresnematoden — entsprechend der vorderen Fußdrüse — zu erwähnen, während die „Seitenorgane“ den Kopfgruben der Nemertinen und Anneliden homolog sein mögen; aber immerhin sind auch wesentliche Unterschiede vorhanden, so daß von einer so nahen Beziehung wie die der Solenogastres zu Anneliden ist, nicht gesprochen werden kann. Die Differenz in den Fortpflanzungsorganen, welche am meisten in die Augen fällt, wird freilich nicht gar zu großes Gewicht haben, weil dieses Organsystem bei den Würmern überhaupt große Variabilität zeigt.

Ableitung der Trochophora.

Ich gehe nunmehr zu der vielumstrittenen Trochophora und ihrer phyletischen Ableitung über. Es ist schon aus meinen früheren Ausführungen klar geworden, welchen Standpunkt ich einnehme; dieser soll hier nochmals kurz in dieser Form ausgedrückt werden:

Die Trochophora-Tiere, Mollusken und Anneliden, stammen von kotyleen Polycladen ab; die Larve der letzteren, welche das Ctenophorenstadium ontogenetisch wiederholt, ist durch Verkürzung und Vereinfachung der gewundenen präoralen Wimperschnur in die Trochophoraform übergegangen, wobei einige Organe der erwachsenen Polycladen, namentlich die Pronephridien, mit in das Larvensystem übernommen worden sind.

Die Ctenophoren sind demnach auch die Urahnen der Trochophora. Von ihnen ist die allgemeine Körperform, der larvale Flimmerapparat, das aborale Scheitelorgan, die Anlage des Vorder- und Mitteldarmes ererbt. Ferner ist der unter der präoralen Wimperschnur verlaufende Ringnerv auf die Rippennerven der

Ctenophoren zurückzuführen, wie diese versorgt er den primitiven Bewegungsapparat. Die Differenz in der Lage mag auf den ersten Blick dagegen sprechen, indessen bei Berücksichtigung der Veränderungen, welche die Wimperrippen verschiedener Ctenophoren zeigen, leuchtet die Haltlosigkeit dieses Einwandes ein. Ich verweise zum Vergleiche mit dem Wimperreife der Trochophora auf die Charistephane fugiens, deren Rippen nach CHUN nur aus zwei Reihen von Wimpern bestehen, von denen die eine derartig verbreitet ist, daß sie oft einen fortlaufenden äquatorischen Ring bildet. Daß die Innervierungscentren der Wimperzellen mit diesen entsprechende Veränderungen erleiden, ist doch unzweifelhaft.

Wenn aber ein äquatorialer Nervenring entsteht, so muß dieser durch Verbindungsnerven mit dem aboralen Sinnesorgan in Zusammenhang bleiben, wie es nach KLEINENBERG in der Trochophora der Fall ist. Ebenso wie bei Ctenophoren besteht der nervöse Centralapparat der Trochophora aus dem aboralen Sinnesorgan (Scheitelorgan) und dem unter dem Wimperbande (Prototroch) verlaufenden Nervenstrange. Weder der eine noch der andere dieser Teile ist primitiver, beide hängen ihrer Entstehung nach aufs engste miteinander zusammen.

Zwischen den Ctenophoren und der Trochophora steht, wie gesagt, die MÜLLER'sche Larve in der Mitte. Es liegt doch gewiß der Annahme, daß eine gebogene Wimperschnur sich sekundär zu einem einfachen Ringe verkürzen kann, nichts im Wege, und da die Mollusken und Anneliden doch ohne jeden Zweifel phyletisch höher stehen als die Polycladen, so muß auch ihre Larvenform die höhere, abgeleitetere sein. Merkwürdigerweise hat man das kaum beachtet und gerade *diese* Larve für die treueste Wiederholung eines Urorganismus erklärt.

Wenn KLEINENBERG die Coelenteraten als Vorfahren der Bilaterien ansieht, so kann ich ihm nur zustimmen, aber nicht, wenn er speziell die Medusen berücksichtigt. Durch die Unklarheit des verwandschaftlichen Verhältnisses der Ctenophoren zu den Cnidariern ist es bedingt, daß KLEINENBERG den Ringnerv der Trochophora dem der Medusen homologisiert und daneben Beziehungen des Scheitelorgans zu dem Sinnesorgan der Ctenophoren annimmt. Da thatsächlich doch keine Meduse mit einem Scheitelorgan existiert, so bestreite ich die Berechtigung, einen Teil des Nervensystems der Trochophora mit dem von Medusen, einen anderen mit dem von Ctenophoren homologisieren zu dürfen, aufs

Entschiedenste. Dazu kommen noch weitere Gründe, welche gegen KLEINENBERG's Annahme sprechen. Dieser Forscher erklärt die Übereinstimmung in der Lage der beiden Ringnerven für vollständig: es wird von ihnen ein oraler Teil (Subumbrella) von einem aboralen (Umbrella) geschieden. Das Letztere ist ganz richtig, aber ist die Trochophora nun wirklich eine Meduse? Nach meiner Auffassung ist dieser Nerv faktisch die einzige Ähnlichkeit.

Indessen möchte ich gern wissen, wie KLEINENBERG sich den Übergang einer Meduse in ein Annelid vorstellt. Die einzig mögliche Annahme scheint mir die zu sein, die Meduse habe zunächst eine kriechende Lebensweise angenommen, indem sie die Subumbrella nach dem Boden, die Umbrella nach oben kehrte. Dann würde der Ringnerv „die Grenze zwischen Bauch und Rücken" bezeichnen. Nach KLEINENBERG ist aber der Prototrochnerv der Trochophora ein präoraler Ring, welcher Kopf- und Rumpfteil des Wurmes abgrenzt. Die Ebene, in welcher dieser Ring liegt, steht also senkrecht zu der von dem Medusenringnerven eingenommenen Ebene. Wie will KLEINENBERG das erklären? Eine Verschiebung des Nerven wird er kaum annehmen dürfen, zumal da er die angegebene Lage bei der Trochophora besonders hervorhebt (p. 184).

Oder soll etwa eine Meduse sich unter Beibehaltung der schwimmenden Lebensweise in ein Annelid verwandelt haben? Wenn KLEINENBERG das annimmt, so möge er seine Vorstellungen hierüber darlegen, ich vermag mir davon kein Bild zu machen.

Eine Erklärung benötigt der hier besprochene Punkt auch bei meiner Annahme, da ja der äquatoriale Ringnerv der Trochophora auch einer entsprechenden Bildung von Ctenophoren homolog gesetzt wurde; jedoch ist bereits durch die Ausführungen über die Art der Entstehung der kriechenden Bilaterien aus den schwimmenden Ctenophoren zur Genüge klar geworden, daß die Knickung der Hauptachse, welche auch schon die MÜLLER'sche Larve zeigt, die einfache Erklärung ist für die scheinbar befremdende Thatsache, welche ich hervorgehoben habe. Der Mund der Trochophora liegt infolgedessen nicht mehr in der Mitte der Subumbrella, sondern dicht unter dem Prototroch.

Sodann spricht gegen die Homologie des Prototrochnerven mit dem Medusenringe auch sehr entschieden die ganz und gar abweichende Innervierungsart derselben. Dieses Centrum der Me-

dusen innerviert das Velum und die Sinnesorgane am Scheibenrande, das der Trochophora die Wimperschnur. Es besteht hier also der nämliche Unterschied wie zwischen dem Ringnerv der Medusen und den Rippennerven der Ctenophoren. Daher ist es unzweifelhaft, daß zwischen den beiden Ringnerven der Medusen und der Trochophora nur eine Analogie, aber ganz sicher keine Homologie besteht.

Während die Trochophora also nach KLEINENBERG's Anschauung zuerst eine Meduse ist (p. 176), scheint sie sich nachher in ein Rädertier zu verwandeln, wie aus der Bemerkung (p. 179): „als Zwischenform erkenne ich die Trochosphaera an" doch wohl hervorgeht. Ich vermute, daß auch diese Zwischenform hauptsächlich einem Organ der Trochophora, nämlich der Kopfniere, zuliebe angenommen ist. Leider hat KLEINENBERG nicht verraten, wie es sich den phyletischen Übergang einer Meduse in ein Rädertier vorstellt; das wäre mir um so erwünschter gewesen, da ich zugeben muß, mir davon durchaus keine Vorstellung machen zu können.

Durch die Anerkennung dieser Zwischenform hat KLEINENBERG jedenfalls eine Annäherung an HATSCHEK's Theorie bezweckt, nach welcher die Trochophora sich von den Rotatorien nur durch den Mangel an Geschlechtsorganen unterscheidet (16, p. 81); daher sollen die Rotatorien die wenig veränderten Nachkommen des „Trochozoons" sein, welches in der Trochophora sehr vollkommen erhalten ist. Wie ist denn die Beziehung der Gastrotrichen zu dem Trochozoon? Diese Gruppe steht doch nach HATSCHEK niedriger als die der Rotatorien, trotzdem hat sie nicht die Wimperkränze des Trochozoons!

Im übrigen hat auch HATSCHEK über die phyletische Abstammung der Rotatorien, bezüglich des Trochozoons, vollkommenes Stillschweigen bewahrt. Solange wir darüber nichts wissen, halte ich den Wert der HATSCHEK'schen Theorie für sehr bedingt; ich kann von Rädertieren weder nach unten zu Cölenteraten, noch nach oben zu Anneliden eine derartige Verwandtschaft erkennen, wie sie diese Theorie mindestens wünschenswert erscheinen läßt.

Der Hauptgrund, welcher für HATSCHEK's Theorie spricht, ist die Ähnlichkeit der Wimperkränze von Rotatorien und der Trochophora; HATSCHEK sagt (p. 84): „Die Homologie der Wimperapparate der Rotatorien und der Trochophora der Anneliden ist durch die Lage, den Bau, die Funktion und die Entwickelungsgeschichte dieser Organe unzweifelhaft erwiesen." Hiergegen ist

hervorzuheben, daß zunächst die Entwickelung nach TESSIN durchaus nicht übereinstimmt, weil das Räderorgan der Rotatorien „aus der vorderen Ektodermeinstülpung auf ähnliche Weise entsteht wie der Tentakelkranz der Bryozoen“ (38, p. 297). Auch bezüglich der anderen Punkte kann ich nicht umhin, einige Zweifel laut werden zu lassen. Zunächst was die Funktion anlangt, so ist meiner Auffassung nach, welche ich früher geäußert habe, der ganze Wimperapparat der Rotatorien ursprünglich für die Nahrungsbeschaffung eingerichtet, während der primäre und allgemein vorkommende präorale Teil desselben bei der Trochophora ausschließlich der Bewegung dient. Sodann ist, wie PLATE (31) ganz richtig bemerkt, bei Rotatorien nichts von einem unter dem präoralen Kranze verlaufenden Nerven bekannt, der doch nach KLEINENBERG bei der Trochophora von so großer Bedeutung ist. Auf eine Differenz im Bau dieses Kranzes hat HATSCHEK selbst hingewiesen, nämlich während er bei der Trochophora aus zwei Zellreihen besteht, bildet ihn bei Rotatorien nur eine Reihe. HATSCHEK meint, das wäre „der einzige wesentliche Unterschied“ — also doch wesentlich. Endlich die Lage. Da schließe ich mich TESSIN und PLATE an, welche darauf hinweisen, daß die Beziehung des präoralen Kranzes zum Gehirn bei Rotatorien insofern einen ganz wesentlichen Unterschied von dem Verhalten bei der Trochophora zeigt, als das Gehirn der Rädertiere „von Anfang an außerhalb der Wimperkränze und nicht am vorderen Pole der Körperlängsachse, sondern am Rücken über dem Schlunde liegt“ (31, p. 31, 32). PLATE zieht daraus aber einen meiner Ansicht nach unrichtigen Schluß. Unzweifelhaft folgt aus der angegebenen Thatsache, daß entweder das Gehirn der Rotatorien nicht der Scheitelplatte der Trochophora entspricht, oder daß die präoralen Wimperkränze nicht einander homolog sind. Es ist mir nun äußerst unwahrscheinlich, daß das Gehirn der Rotatorien nicht dem der Polycladen und damit der Scheitelplatte homolog sein sollte, da es nach seiner allgemeinen Lage, der Verbindung mit Augen, überhaupt in jeder Hinsicht den oberen Schlundganglien der Polycladen ähnlich ist; ich halte den ersten Fall daher für ausgeschlossen. Demnach bleibt nur die zweite Möglichkeit übrig, welche auch TESSIN annimmt, daß die präoralen Wimperkränze von Rotatorien und der Trochophora nicht einander homolog sind. Daher behaupte ich, daß der Räderapparat ganz unabhängig von dem Prototroch der Trocho-

phora aus der ursprünglich gleichmäßigen Bewimperung der Mundgegend hervorgegangen ist.

Es bleibt demnach von den Uebereinstimmungen der Wimperapparate kaum noch etwas von Belang übrig. Vielleicht, ich möchte sogar sagen wahrscheinlich, ist auch die ursprüngliche Form bei Rotatorien nicht die eines einfachen Kranzes, sondern eine andere — wir wissen ja bisher nicht, welche Formen die primitivsten sind.

Eine adorale Flimmerrinne, wie sie die Trochophora besitzt, kommt auch bei Ctenophoren vor.

Ebenso wie ich den Nachweis geliefert zu haben glaube, daß der Hauptgrund für die nahen Beziehungen zwischen Rädertieren und der Trochophora nicht stichhaltig ist, läßt sich auch sonst nachweisen, daß HATSCHEK's Trochophoratheorie nicht mehr, wie PLATE (p. 30) meint, „die dermalen befriedigendste Lösung des Problems" einer Stammesgeschichte der Bilaterien gewährt.

So sind die Sinnesorgane der Trochophora wesentlich von denen der Rädertiere verschieden, so erhalten wir durch das Nervensystem der letzteren keinen Aufschluß über das der Trochophora und keinen über das ventrale Neuromuskelsystem, keinen über die „Bauchdrüse" der Lopadorhynchuslarve.

Alle diese Organe und noch manche weiteren Punkte können dagegen durch meine Annahme in ungezwungener Weise erklärt werden, hauptsächlich auch die Organe der ausgebildeten Anneliden und Mollusken und die Segmentirung der ersteren, wofür man in der HATSCHEK'schen Theorie vergeblich nach Erklärungen suchen wird.

Ich will nunmehr die einzelnen Organe der Trochophora, soweit sie nicht schon besprochen sind, durchgehen. Die von KLEINENBERG (p. 178) erwähnten „vergänglichen Ganglienzellen" — können von den entsprechenden Elementen einer Ctenophore ebensogut wie von denen einer Meduse abgeleitet werden.

An das dem Sinnesorgan der Ctenophoren entsprechende Scheitelorgan, welches bei niederen Mollusken und Anneliden vorkommt, schließt sich die paarig symmetrische Ektodermwucherung der Lopadorhynchuslarve, die von KLEINENBERG als Scheitelantennen bezeichnet wird und die einen Teil der Cerebralganglien erzeugt; einen ähnlichen Vorgang beschreibt LANG bei der MÜLLERschen Larve, ohne indessen eine phylogenetische Erklärung dieser Bildung zu geben. Es ist ungewiß, ob bei Ctenophoren ein entsprechendes Gebilde vorhanden ist; die Polfelder können wegen

ihrer Lage doch nicht in Betracht kommen, aber vielleicht sind die Tentakel rückgebildet, während die von Polycladen neu entstanden sind. Die weiteren Sinnesorgane der Trochophora, hauptsächlich ein Paar Augen, ein Paar Tentakel und die beiden Flimmergruben gehören den fertigen Tieren, wenn sie sich auch gelegentlich wieder rückbilden können.

In oder neben den Zellen des präoralen Wimperkranzes sind im Ektoderm häufig Einschlüsse beschrieben worden, welche bald als „aufgespeicherte Nahrungsmateriale“ (16, p. 26), bald als Exkrete (34) gedeutet sind. Wenn hier auch wirklich Produkte des Stoffwechsels vorliegen, so ist es mir doch zweifelhaft, ob das Velum der Molluskenlarven darum als „Urniere“ zu bezeichnen ist, weil die Konkremente doch wahrscheinlich lediglich den Wimperzellen entstammen, den einzigen Elementen, welche auf diesem Entwickelungsstadium eine nennenswerte Thätigkeit entfalten. Es erscheint mir möglich, daß die „Deckzellen“ der Ctenophoren, welche stark vakuolisiert sind, Exkretstoffe erzeugen; dann kann man vielleicht damit die Excretion des Prototrochs vergleichen.

Von den Polycladen sind einige weitere Organe der Trochophora entlehnt, unter welchen das wichtigste die Kopfniere ist. Sie ist durchaus ein Larvenorgan, das bei den Anneliden und Mollusken nicht „zu einem bleibenden Bestandteil der finalen Organisation“ wird. Sie stimmt im Bau vollkommen mit den Wassergefäßen der Polycladen überein und ist ihnen ohne Zweifel homolog. Damit hängt auch die Ähnlichkeit mit dem Exkretionsorgan der Rotatorien zusammen, da auch dieses aus dem von Turbellarien hervorgegangen ist.

Der „Schlund“ der Trochophora entspricht dem Pharyngealapparat der Polycladen mit dessen Drüsen. Vorder- und Mitteldarmanlage sind, wie gesagt, schon von Ctenophoren ererbt. Daraus, daß die Trochophora und die Rotatorien einen aus Vorder-, Mittel- und Enddarm bestehenden Verdauungstrakt haben, wird schwerlich auf ihre nahe Verwandtschaft geschlossen werden dürfen, weil diese Teile doch sehr allgemein auch bei anderen Tieren vorkommen.

Endlich sind einige Organe der Trochophora von der gemeinsamen, den Solenogastres ähnlichen Ausgangsform der Mollusken und Anneliden, welche über den Polycladen steht, ererbt, zunächst der Enddarm mit dem After, welcher ontogenetisch spät entsteht, entsprechend dem in phylogenetischer Hinsicht geringen Alter.

Dahin gehört die flimmernde „Neuralrinne" der Lopadorhynchuslarve und mancher Mollusken, welche bei den Solenogastres am deutlichsten erhalten bleibt. KLEINENBERG setzt eine ursprüngliche Verbindung des Bauchmarkes mit ventralen Sinnesorganen voraus; da die Bauchfalte von Proneomenia nach meiner obigen Ausführung (p. 510) ein Sinnesorgan darstellt, so kann ich KLEINENBERG's Anschauung auf Grund meiner Ableitung der Anneliden von Proneomenia ähnlichen Tieren bestätigen. Die Polycladen scheinen noch keine ventralen Sinnesorgane zu besitzen, sondern nur zerstreute Sinneszellen. Die Neuralrinne der Proneomenia hat jedenfalls den Zweck, die sensible Hautfalte aufzunehmen; so erhalten wir auch über die ursprüngliche Bedeutung dieser Rinne der Anneliden und Mollusken Aufklärung (vgl. p. 485). Es ist hier auch zu erwähnen, daß BERGH bei Lumbricus (2) einen Plexus von Nervenzellen in der Mittellinie des Bauches erwähnt, welcher „mit in die Bildung der Bauchkette hineingezogen" wird, indem „er von den Neuralreihen umwachsen und einverleibt" wird. Die „Neuralreihen" entsprechen jedenfalls den Bauchsträngen, der Plexus dem Sinnesepithel der Proneomenia.

Ob das nach KLEINENBERG (p. 115) in der Schwanzkappe der Lopadorhynchuslarve gelegene Sinnesorgan vielleicht dem am Hinterende von Proneomenia homolog sein könnte, ist mir nicht recht klar geworden.

KLEINENBERG beschreibt (p. 157, 58) bei der Lopadorhynchuslarve eine Bauchdrüse, von welcher er nichts besseres auszusagen weiß, als daß sie die fehlenden Nephridien ersetzen mag. Eine homologe, aber bedeutend stärker entwickelte Drüse beschreibt KOWALEWSKI (25) von der Chitonlarve. Auch diese Drüse bleibt bei Proneomenia erhalten, es ist die „vordere Fußdrüse". Eine Andeutung derselben habe ich auch bei einigen Mollusken (Arca, Haliotis) aufgefunden.

Die Ontogenie der als Mesoderm zusammengefaßten Organanlagen ist augenblicklich noch zu unklar, um daraus weitgehende Schlüsse ziehen zu können. Genaues Studium des Verhaltens bei der MÜLLER'schen Larve wird uns hier vermutlich am meisten fördern.

Man kann eine bestimmte Grenze zwischen den Organen der Larve und des erwachsenen Tieres nicht ziehen, weil oft bei nahen Verwandten dasselbe Organ bald erhalten bleibt, bald verschwindet; daher berührt sich schließlich die hier gegebene Besprechung der Larvenorgane mit der früheren Diskussion der finalen Zustände.

Man wird mir, glaube ich, zugeben müssen, daß die hier gegebene Darstellung von der Abstammung der Mollusken und Anneliden sich am besten mit den heute bekannten vergleichend-anatomischen und ontogenetischen Thatsachen, sowie mit den allgemein giltigen Gesetzen in Einklang bringen läßt. Etwa noch unklare Punkte werden sich ohne Zweifel von einem solchen Gesichtspunkte aus in Zukunft klarstellen lassen. Die Auffassungen HATSCHEK's und KLEINENBERG's können nicht als wahrscheinlich angesehen werden.

Ueber Substitution von Organen.

KLEINENBERG hat in der Entwickelungsgeschichte des Lopadorhynchus auf die interessante Thatsache einer Substitution von Organen durch neue Organe hingewiesen und hat auch versucht, in mehreren Tiergruppen wenigstens für das Nervensystem seine Idee durchzuführen. Man wird dabei recht deutlich auf den Wert der Phylogenie hingewiesen, denn wie will man eine Substitution von Organen begründen, wenn man die Verwandtschaftsbeziehungen der Tiere nicht kennt?

Beim Lesen der vorliegenden Erörterungen wird man bereits eine Anzahl von Beispielen für einen Wechsel von Organen kennen gelernt haben; ich will hier einige derselben zusammenstellen.

Zunächst das Nervensystem. Als Ausgangspunkt haben wir das der Rippenquallen zu setzen. Dieses dient der durch Wimperthätigkeit bewirkten Lokomotion und wird daher bei Festsetzung überflüssig, so bei Poriferen, wo es möglicherweise ganz verschwindet, und bei Cnidariern, wo es durch Neubildungen, welche sich vielleicht den Centren der beiden Fangfäden anschließen, substituiert wird; das aborale Centrum, welches an dem festgesetzten Pole ohne jede Bedeutung ist, verschwindet — bei Medusen ist keine Spur mehr von ihm wahrzunehmen. Der Nervenring der letzteren hat also den Grund seiner Entstehung in der ringförmigen Anordnung der Fangfäden bei den festsitzenden Polypen; zu ihnen gesellten sich später die verschiedenen Sinnesorgane und bewirkten eine Vervollkommnung des sensiblen Apparates, dem sich die motorischen Bestandteile der Subumbrella anschlossen.

In anderer Art wird das Nervensystem der Rippenquallen substituiert nach einem Übergange zur kriechenden Lebensweise. Dem aboralen Centrum schließen sich die paarigen der Tentakel an. Es ist nicht sicher, ob diese letzteren bei Polycladen erhalten

sind; ich glaube eher, daß sie durch neue Hautausstülpungen ersetzt sind, während die von LANG beschriebenen Ektodermwucherungen die Reste ihrer Centren darstellen. Diese Frage wird sich gewiß nicht allzuschwer entscheiden lassen, namentlich wenn die Verhältnisse bei der MÜLLER'schen Larve von diesem Gesichtspunkt aus näher untersucht sein werden. Aus den Sinnesorganen der Polycladen sind im Anschluß an das Centrum der Ctenophoren die oberen Schlundganglien entstanden. Die motorischen Elemente sind mit der zum Kriechen verwendeten Muskulatur entwickelt, vermutlich im Anschluß an die spärlichen, zwischen den Muskeln zerstreuten Nervenzellen von Rippenquallen. Die Ganglienzellen vereinigen sich zu Strängen, welche ein reichverzweigtes Netzwerk bilden; in diesem treten zwei ventrale Hauptstämme immer mehr hervor. Diese, ursprünglich nur mit vereinzelten Sinneszellen verbunden, erhalten eine mehr centrale Bedeutung für den Organismus durch Ausbildung eines in der Mitte des Bauches gelegenen Sinnesorganes, zu dessen Schutz sich eine Rinne ausbildete.

Dieser ventrale Teil des Nervensystems ist wahrscheinlich allein homolog dem Rückenmark der Chordaten, dessen vorderer Teil sich durch Neubildung von Sinnesorganen zum Gehirn entwickelte, nachdem die am Kopfe der Stammform gelegenen Sinnesorgane mit ihren Centren infolge einer Umkehrung des Körpers bei Annahme schwimmender Lebensweise funktionslos geworden und verschwunden waren.

Am Rumpfe bildete sich in der Seitenlinie ein System von Sinnesorganen aus, die Seitencirren und Seitenorgane verschiedener Tiergruppen, welche sich mit den ventralen, resp. bei Vertebraten dorsalen Längsstämmen in Verbindung setzten und diese noch in erhöhtem Maße zu einem Centralorgan erhoben.

Bei den meisten Bilaterien ist ein dorsaler und ventraler Teil des Nervensystems vorhanden; beide zusammen dienen hauptsächlich der Regulierung der Lokomotion durch die Muskulatur des Rumpfes. Beide sind bei den Echinodermen infolge von Festsetzung verschwunden, und ganz ähnlich wie bei Cnidariern hat sich im Anschluß an Tentakel, die hier meist in der Fünfzahl auftreten, ein Nervenring um den Mund ausgebildet. Dieser ist also analog, aber durchaus nicht, wie KLEINENBERG glaubt, homolog dem der Cnidarier, ebensowenig wie einer von beiden dem Randnerv von Polycladen (LANG) oder dem Prototrochnerv der Trochophora (KLEINENBERG) homolog ist.

An die oberen Schlundganglien der Polycladen schließen sich

die der Mollusken und Anneliden, indem auch hier mehr oder weniger tiefgreifende Rück- und Neubildungen von Sinnesorganen stattgefunden haben. Die ventralen Längsstämme sind bei Anneliden segmentiert worden, bei Mollusken gewöhnlich mehr oder weniger verkürzt und wahrscheinlich in zwei hinter einander gelegene Ganglienpaare zerfallen, die bei Lamellibranchiern ihre ursprünglichen Beziehungen am deutlichsten bewahrt haben dürften [1]). Die Verbindung mit ventralen Sinnesorganen ist bei Mollusken häufig erhalten, bei Anneliden dagegen meist verloren gegangen.

Ein zweites Organ, das nach KLEINENBERG bei Anneliden für ein entsprechendes ihrer Vorfahren substituiert ist, ist der Schlund. Nach KLEINENBERG's Annahme ging er „durch die Umbildung und Verschmelzung zweier Anhangsdrüsen des Stomodaeums hervor" (p. 221); mir scheint, daß zur phylogenetischen Erklärung nur nötig ist, hinzuzufügen: der Polycladen. Indessen sind außerdem bei Mollusken, Anneliden und manchen ihrer Verwandten die Chitinkörper des Schlundes neu entstanden. Ob dieselben mit den Cuticulargebilden der äußeren Haut, welche bei denselben Tiergruppen neugebildet sind, in genetischem Zusammenhange stehen, ist mir nicht klar; jedenfalls zeigen sie zu diesen eine ähnliche Beziehung, wie die Zähne der Selachier im Munde zu denen der Oberfläche, namentlich die Zusammensetzung der Molluskenradula aus einer cuticularisierten Membran und den Zähnen ist ganz ähnlich der Beschaffenheit der Cuticula mit den Stacheln auf der Oberfläche der Amphineuren.

Ein den Pronephridien der Polycladen homologes Organ ist bei Ctenophoren unbekannt; die Existenz einer solchen ist unwahrscheinlich. Wenn das Ektoderm Exkretstoffe produziert, so wäre das eine Erscheinung, welche der erwähnten Exkretion der Prototrochzellen an die Seite zu setzen ist. Die Pronephridien werden vermutlich aus indifferenten Bindegewebszellen hervorgegangen sein, indem die letzteren die von der Muskulatur erzeugten

---

1) Ich habe früher versäumt, darauf hinzuweisen, daſs SARASIN (34) aus der Entwickelungsgeschichte der Bithynia zu ähnlichen Resultaten gekommen ist, wie ich durch vergleichend-anatomische Forschung; bei Bithynia dürfte allerdings manches sekundär verändert sein, so werden Visceral- und Abdominalganglien ursprünglich wohl zusammengehört haben, indem sie aus einer gemeinschaftlichen Anlage hervorgingen, ähnlich vielleicht die Pleural- und Pedalganglien; unzweifelhaft war das „Riechganglion" ursprünglich paarig. Diese Verhältnisse müſsten bei primitiveren Formen genau untersucht werden.

Exkretstoffe aufnahmen; zuerst werden diese Zellen als Phagocyten einzeln ihre Aufgabe erfüllt und sich erst allmählich unter besonderen Verhältnissen mit benachbarten vereinigt haben, wodurch intracelluläre Gänge entstanden sind, welche die Wassergefäße der Polycladen darstellen. Diese sind weiter aufwärts durch die Nephridien der Mollusken und Anneliden in Verbindung mit dem Cirkulationssystem substituiert. Es sind aber nicht nur die Nephridien, sondern auch noch noch andere Teile der ursprünglichen Fortpflanzungsorgane exkretorisch geworden, und außerdem werden dieselben durch oft sehr reichliche Phagocyten unterstützt.

Die Hohlräume der ursprünglichen Fortpflanzungsorgane können als sekundäres Cölom die primitive Leibeshöhle ersetzen. Während die Nemertinen, Nematoden und die verwandten Gruppen noch die letztere haben, besitzen die Anneliden eine secundäre.

Auch die Muskulatur der Ctenophoren wird von derjenigen der Cnidarier und der Polycladen substituiert. Die der letzteren kann möglicherweise weiterhin wieder, etwa bei Festsetzung, sich rückbilden und durch eine neue ersetzt werden.

Nach dieser Betrachtung kann ich im Ganzen KLEINENBERG beistimmen, wenn er (p. 222) sagt: „Der Annelidenorganismus ist keine Umbildung, sondern eine Substitution des Cölenteratenorganismus.“ Dagegen ist hervorzuheben, daß ich nicht auf dem von KLEINENBERG angegebenen Wege zu meinen Resultaten gelangt bin, und ich muß die Behauptung: „die vergleichende Anatomie wird sich mehr und mehr darauf beschränken müssen, die Probleme aufzuwerfen, während die exakte Fassung und Lösung derselben Sache der Entwickelungsgeschichte ist“, entschieden bestreiten. Von meinem Standpunkt aus ist die Entwickelungsgeschichte eher geeignet, Probleme aufzuwerfen, als sie zu lösen, da ihre Erscheinungen doch unzweifelhaft durch Verkürzungen und Fälschungen überaus häufig mißverständlich sind, weit mehr als diejenigen der vergleichenden Anatomie, darum halte ich die letztere für eine exakte Lösung solcher Fragen für weit geeigneter. Die Substitution von Organen ist nicht allein ein Problem der ontogenetischen Forschung, sondern auch der vergleichend-anatomischen, und verdient von beiden berücksichtigt zu werden.

Schluſs.

Schließlich will ich einen Rückblick auf die im Anfange aufgeführten allgemeinen Gesetze und ihre Anwendung auf die hier

berücksichtigten Tierstämme werfen. Die Decentralisation der Organe ist der Grundplan, welcher sich in dem Organismus der Cölenteraten und der Polycladen ausspricht. Jedes Organsystem ist über den ganzen Körper ausgedehnt, der Verdauungstrakt und die Keimdrüsen, das centrale Nervensystem und die Wassergefäße. Den Polycladen gegenüber zeigen die höheren Bilaterien eine mehr oder weniger weitgehende Centralisation: die Darmäste bilden sich zurück, die zahlreichen Keimdrüsen fließen zusammen, es entstehen motorische Ganglienknoten, und während durch das neu entstandene Blut eine Verbreitung der Nähr- und Exkretstoffe durch den Körper zu Wege kommt, bilden sich an Stelle der Wassergefäße die ursprünglich mehr lokalisierten Nephridien aus; die Respiration der ganzen Oberfläche wird auf eigene Atmungsorgane beschränkt, von denen aus eine Röhrenleitung das arterielle Blut durch den Körper verteilt.

Das durch Wimperung bewirkte Schwimmen wird von Cnidariern und Poriferen, ebenso von den Bilaterien aufgegeben. Die Cilien sind bei den Schwämmen, bei Polycladen und den übrigen Turbellarien und den Nemertinen erhalten; sie bilden sich auf einem großen Teil des Körpers zurück bei Gastrotrichen und Rotatorien, bei Mollusken und Anneliden, und sie können in anderen Tiergruppen (Nematoden) ganz verschwinden. An ihrer Stelle sind mehr oder weniger starke Cuticularbildungen entstanden, welche den Tieren einen besseren Schutz gegen ungünstige äußere Einflüsse gewähren, was namentlich für die trägen Mollusken und für festsitzende Tiere von der größten Bedeutung sein mußte.

Hermaphroditismus ist durchweg erhalten bei Ctenophoren und Polycladen; erst bei den höheren Formen beginnt unter den Bilaterien der Gonochorismus. Die Solenogastres sind noch teilweise hermaphroditisch und einige größere Gruppen der Mollusken und der Anneliden, welche zwittrige Keimdrüsen besitzen, mögen sich hierin an die primitiven Verhältnisse anschließen. Der Gonochorismus von Cnidariern wie von Rotatorien ist ein secundäres Verhalten, wie nach meiner hier mitgeteilten Auffassung von den Verwandtschaftsbeziehungen dieser Tiere angenommen werden muß.

Berlin, im Mai 1890.

Verzeichnis der citierten Litteratur.

1) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übers. von Vetter.
2) R. S. Bergh, Neue Beiträge zur Embryologie der Regenwürmer. Zool. Anzeiger, No. 332.
3) Boveri, Über Entwickelung und Verwandtschaftsbeziehungen der Aktinien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 49.
4) Brock, Zur Neurologie der Prosobranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 48.
5) Chun, Monographie der Ctenophoren.
6) Eisig, Monographie der Capitelliden.
7) Graff, Neomenia und Chaetoderma Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 28.
8) Grobben, Die Perikardialdrüse der Lamellibranchiaten. Wiener Arbeiten, Bd. 7.
9) Derselbe, Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Wiener Arbeiten, Bd. 5.
10) Derselbe, Die Perikardialdrüse der Opisthobranchier und Anneliden, sowie Bemerkungen über die perienterische Flüssigkeit der letzteren. Zoolog. Anzeiger, No. 260.
11) Haeckel, Ursprung und Stammesverwandtschaft der Ctenophoren Sitzungsber. der Jen. Ges. für Medizin und Naturw. 1879.
12) Béla Haller, Die Morphologie der Prosobranchier. Morpholog. Jahrbuch 14.
13) Hansen, Neomenia, Proneomenia und Chaetoderma. Bergens Museums Aarsberetning for 1888.
14) Hartlaub, Zur Kenntnis der Cladonemiden. Zoolog. Anzeiger, No. 267.
15) Hatschek, Lehrbuch der Zoologie.
16) Derselbe, Studien über Entwickelungsgeschichte der Anneliden. Wiener Arbeiten, Bd. 6.
17) Heider, Zur Metamorphose der Oscarella lobularis. Wiener Arbeiten, Bd. 6.
18) O. und R. Hertwig, Die Coelomtheorie. Jena 1881.
19) R. Hertwig, Über den Bau der Ctenophoren. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 14.
20) Hubrecht, Untersuchungen über Nemertinen. Niederländ. Arch. f. Zool., Bd. 2.
21) Derselbe, Proneomenia Sluiteri. Niederländ. Arch. f. Zool. Suppl. 1.
22) Jatta, La innervazione delle braccia dei Cefalopodi. Boll. della Soc. di Natural. in Napoli, Vol. 3.
23) Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44.

24) Kowalevski, Étude sur l'embryogénie du Dentale. Ann. du Musée d'Histoire nat. de Marseille. Zool. T. 1.
25) Derselbe, Embryogénie du Chiton Polii. Ibid. T. 1.
26) Lang, Monographie der Polycladen.
27) Derselbe, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.
28) Mayaux, Sur l'existence d'un rudiment céphalique, d'un système nerveux stomato-gastrique et quelques autres particularités morphologiques de la Pindatine (Meleagrina margaritifera). Bull. de la Soc. Phil. de Paris, Tome 10.
29) Ménégaux, Sur le coeur et la branchie de la Nucula nucleus. Ibid. Sér. 8, tome 1.
30) Pelseneer, Sur la valeur morphologique des bras des Céphalopodes. Arch. de Biologie, t. 8.
31) Plate, Uber die Rotatorienfauna des bottnischen Meerbusens, nebst Beiträgen zur Kenntnis der Anatomie und der systemat Stellung der Rädertiere. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 49.
32) Rabl, Über die Entwickelung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrbuch, Bd. 5.
33) Reinhard, Kinorhyncha (Echinoderes), ihr anatom. Bau und ihre Stellung im System. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45.
34) Sarasin, Entwickelungsgeschichte der Bithynia tentaculata. Würzb. Arb., Bd. 6.
35) Derselbe, Ergebnisse naturwiss. Forschungen auf Ceylon, Bd. 1.
36) Selenka, Über einen Kieselschwamm von sechstrahl. Bau, und über Entwickelung der Schwammknospen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 33.
37) Steiner, Die Funktionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. Die Fische.
38) Tessin, Über Eibildung und Entwickelung der Rotatorien. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 44.
39) Thiele, Über Sinnesorgane der Seitenlinie und das Nervensystem von Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 49.
40) Zelinka, Die Gastrotrichen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 49.
41) Ziegler, Die Entwickelung von Cyclas cornea Lam. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 41.

Inhalt.

	Seite
Allgemeine phylogenetische Grundsätze	480
Entwickelung von Cölenteraten aus Flagellatenkolonien	489
Beziehung der Ctenophoren zu Spongien	492
Verhältnis der Ctenophoren zu Cnidariern	495
Ctenophoren und Bilaterien	501
Beziehung der Polycladen zu Mollusken	507
Verwandtschaftliche Beziehungen der Amphineuren	521
Ableitung der Trochophora	529
Über Substitution von Organen	537
Schluss	540

Ueber die Tragzeit der Phocaena communis Less.

Von

James A. Grieg.

Obwohl Phocaena communis Less. die wahrscheinlich am häufigsten beschriebene Art der Cetaceen ist, hat man doch verhältnismäßig wenige Nachrichten über ihre Paarung und Vermehrung. Diese Nachrichten sind außerdem sehr irreleitend, z. B. sagen einige Verfasser, daß der Braunfisch sechs Monate trächtig geht, anderen zufolge dauert seine Schwangerschaft zehn Monate. Die Zeit der Niederkunft wird teils in den Winter, teils in den Frühling oder den Frühsommer, in den Juni, verlegt.

Wie unzuverlässig die Kenntnis von der Vermehrung dieses Wales ist, zeigt am besten die Äußerung des Professors P. Van Beneden in Hist. nat. des Cétacés des mers d'Europe [1]): „Quoique le Marsouin soit commun sur toutes les côtes en Europe et même sur celles de l'Amérique septentrionale, on ne connaît pas plus l'époque de leurs amours que la durée de la gestation et les lieux de leur mise-bas. On s'est même demandé si ce Cétacé ne s'accouple pas pendant toute l'année et s'il y a bien, comme pour les Baleines, une époque fixe des amours, et des lieux de prédilections pour la parturition." Zur Aufklärung in dieser Sache habe ich hier ein Verzeichnis von Braunfischfötus mit Angabe der Fotallänge und des Datums, an welchem die Fötus von dem Muttertiere herausgenommen wurden, aufgestellt, entsprechend den früher von Professor Dr. G. A. Guldberg gemachten Angaben über die Fötus der Finwale [2]), in der Hoffnung, auf diese

---

1) pag. 46.

2) „Zur Biologie der nordatlantischen Finwalarten", in Zool. Jahrbücher, Bd. II; siehe auch: „Bidrag til Cetaceernes Biologi", in Kristiania Videnak. Selsk. Forhandl. 1886, No. 9.

Weise zu einem zuverlässigen Ergebnis kommen zu können. Zuvor werde ich jedoch in Kürze die betreffende Litteratur anführen.

Litteratur.

Die Vermehrung des Braunfisches betreffend sagt FABRICIUS [1]): „Parit pullum solitarium, qui matrem sequitur primo anno, cum illa iugitur submergens et emergens. Si gravida occiditur, ex utero cauda pulli prominens conspici solet forsitan matre in angustiis parere conante."

LACEPÈDE [2]) sagt, daß „le temps de la gestation est suivant ANDERSON [3]) et quelques autres observateurs, de six mois; il est de dix mois lunaires suivant Aristote et d'autres auteurs anciens ou modernes; et cette dernière opinion paroit la seule conforme à l'observation, puisque communement les jeunes marsouins viennent au jour vers l'équinoxe d'été. La portée n'est le plus souvent que d'un petit qui est déjà parvenu à une grosseur considérable lorsqu'il voit la lumière, puisqu'un embryon tiré du ventre d'une femelle, et mesuré par KLEIN [4]), avoit près de six decimeter de longueur."

CUVIER [5]) citiert ANDERSON, KLEIN und FABRICIUS; er fügt außerdem hinzu, daß die Paarung im Sommer vor sich geht. Das Männchen sucht in dieser Zeit auf jede Weise mit dem Weibchen zusammenzukommen.

NILSSON [6]) billigt wahrscheinlich die Ansicht ANDERSON's, daß der Braunfisch sechs Monate lang trächtig ist, denn er sagt, daß „honan ynglar under vintren eller tidigt på våren".

ESCHRICHT [7]) sagt in seiner Schilderung des Braunfischfangs

---

1) Fauna Groenlandica, 1780, pag. 46.

2) Histoire naturelle des Cétacés, 1804, pag. 218, und ibidem: Oeuvres Tom. I Cétacés, 1830, pag. 314.

3) Nachrichten von Island, Grönland etc. ANDERSON erwähnt wenigstens in der dänischen Ausgabe dieses Werkes nicht, wie LACEPÈDE sagt, die Paarung und Vermehrung des Braunfisches, nur die von dem grönländischen Walfische.

4) Quadrupedum dispositio etc. Leider war diese Arbeit mir nicht zugänglich.

5) De l'hist. nat. des Cétacés, 1836, pag. 174.

6) Skandinavisk Fauna I. Däggdjuren, 1847, pag. 616.

7) Zool. anatom. physiol. Untersuch. über die nord. Waltiere, Bd. I, 1849, pag. 96.

an Isefjord: „Die erwachsenen (etwa 5½ Fuß langen) Weibchen sind zu dieser Zeit („ved Lövspring", von Ende März bis Anfang Mai) in der Regel trächtig; die Fötus anscheinend fast ausgetragen, etwa 1½—2 Fuß (50—60 cm) lang oder drüber." Weiter erzählt er in demselben Werk (pag. 194), daß man an der Küste Grönlands im Oktober in den Weibchen kleine Fötus finden kann; im Juni sieht man kleine Junge, die den Muttertieren folgen. In einem Briefe an Professor P. Van Beneden sagt Eschricht, daß die Fötus in den Monaten November-Januar von einigen Zoll bis zu einem Fuße (33 cm) wachsen. In einem späteren Briefe wird ein 8 Zoll langer, am 28. November 1860 gefundener Fötus erwähnt.

Giebel [1]) giebt die Zeit der Trächtigkeit auf 6 Monate an.

Lilljeborg [2]) beschreibt ein Weibchen, das bei Stockholm in dem letzten Teil des Sommers 1860 geschossen wurde: „Dyret sköts under parningen och denne skulle enligt uppgift af den, som sköt henna, hafva skett på samma sätt som Grönlandshvalen." Wie Nilsson giebt Lilljeborg als Zeit der Niederkunft den Winter oder Vorfrühling an [3]). Die Trächtigkeit würde also sechs Monate dauern.

Holmgren [4]) sagt, daß der Braunfisch im Januar oder Februar gebiert. Die Trächtigkeit würde also auch hier sechs Monate dauern.

Malm erwähnt und beschreibt einen wenig entwickelten Fötus, 139 mm lang vom Scheitel bis zur Schwanzflosse, am 9. Oktober 1871 bei Lysekil gefunden, einen 658 mm langen Fötus, innerhalb der Scheren Göteborgs am 23. April 1866 gefunden, ein junges 718 mm langes Männchen, getödtet 10. Juni 1870, und ein junges 700 mm langes Weibchen, getödtet 14. Juli 1869. Von den beiden letzten sagte er, daß sie wahrscheinlich nur wenige Tage alt sind. Hieraus zieht Malm den Schluß, daß „det synes,

---

1) Die Säugetiere, 1859, pag. 96.

2) Öfvers. af de inom Skand. (Sverige och Norrige) antr. Hvalart. Däggdj. (Cetacea), in Upsala Univ. Årsskrift, 1862, pag. 77; cfr. auch die engl. Ausgabe von Flower in Ray Society, pag. 308.

3) Sveriges och Norges Ryggradsdjur. I. Däggdjur, 1874, pag. 1014.

4) Om Phocaena Linnei in Göteborgs K. Vet. och Vitter. Samh. Handl. XII, 1873, pag. 43; cfr. Vet. Akad. Handl. 1871, Bd. IX, No. 2.

att arten ynglar om våren antageligen i Maj“ [1]). Das 700 mm lange junge Weibchen scheint mir doch zu zeigen, dass die Phocana communis auch in dem ersten Teil des Sommers gebiert.

Nachdem Bell [2]) erwähnt hat, daß die Paarung im Sommer vor sich geht, und daß die Trächtigkeit Anderson zufolge sechs Monate dauert, sagt er: „This agrees with the account given above on Dr. Salter's authority, in wich a female was found to be pregnant towards the end of the year; but Mr. Jenyns relates that one brought to the London market in May 1883 was found to contain a full formed young one.“

Brehm [3]) sagt: „Die Brunst beginnt zu Anfang des Sommers, währt aber vom Juni bis zum August . . . . . Nach neun- oder zehnmonatlicher Tragzeit, gewöhnlich im Mai, werfen die Weibchen ein oder zwei kleine, nur 50 cm lange und 5 k schwere Junge . . . .“

J. Sparre Schneider [4]) erwähnt ganz kurz einen 840 mm langen Braunfischfötus, der an Skjærvö den 23. April 1878 gefunden wurde.

Jourdain [5]) beschreibt einen 32 cm langen Fötus, gefunden den 12. Januar 1879.

Professor R. Collett erwähnt in „Meddelelser om Norges Pattedyr i Aarene 1876—1881“ [6]) ein trächtiges Individ, geschossen den 19. März 1878. Der 584 mm lange Fötus hatte über $^1/_3$ der Länge des Muttertiers. In der früher citierten Arbeit von P. Van Beneden [7]) ist ein „fast ausgetragener“ Fötus, den Van Bemmelen den 15. März 1855 erhielt, erwähnt. Dieser Ausdruck „fast ausgetragen“ ist, wie wir später sehen werden, in diesem Falle richtig. Wie wenig man sich aber doch auf solche Angaben verlassen kann, sieht man am besten daran, daß Flemming in „British Animals“ von einem 7 Zoll langen Fötus sagt, daß er ausgetragen sei.

---

1) Göteborgs och Bohusläns Fauna, Ryggradsdjuren, 1877, pag. 156.

2) A History of British Quadrupes, 1874, pag. 458.

3) Tierleben, Abteil. I, Band III, 1877, pag. 690.

4) Delphinus albirostris Gray etc. in Tromsö Museums Aarshefter I, 1878, pag. 62.

5) Sur la parturition du Marsouin commun. Compt. rend. Jan. 1880.

6) Nyt Mag. for Naturv., Bd. XXVII, 1883, pag. 248.

7) l. c. p. 428.

Van Beneden erwähnt außerdem einen 41 cm langen Fötus, gefunden bei Concarneau im Oktober und einen 65 cm langen Fötus, der wahrscheinlich im Sommer gefunden wurde. Er kommt zu dem Resultat, daß die Parung des Braunfisches nicht immer zu einer bestimmten Zeit des Jahres vor sich geht; die meisten paaren sich doch am Ende des Sommers und gebären den folgenden Sommer. Das neugeborene Junge ist beinahe von der halben Größe des Muttertieres.

Fötus

Datum	Jahr	Fundort	Totallänge	Geschl.	Anmerkungen.
August	1887	Trondhjemsfjord	45 mm	?	Conservator Storm, Trondhjem.
12. Oktober	1889	Hjeltefjord	137 „	♂	
14. „	„	„	104 „	♂	
19. „	1888	„	125 „	♂	
November	1889	Trondhjemsfjord	10 „	?	Conservator Storm, Trondhjem.
13. „	„	Bildöen	200 „	♂	
26. „	1886	Hjeltefjord	197 „	♂	
4. Dezember	1888	„	159 „	♂	
17. Januar	1890	„	310 „	♂	
28. „	1884	Florvaag	354 „	♂	
28. Februar	1881	Bergen	445 „	♂	
3. März	1890	Hjeltefjord	527 „	♀	Flossenlänge 70 mm, Carpus: R. J. U. pi c_1 c_2 m_1 m_2 m_3 m_4 m_5, die angeordnet sind wie Weber in „Anatomisches über Cetaceen“ beschreibt. Phalangenzahl: 2, 7, 6, 4, 2. Die Medulla spinalis reicht bis zur 7. Vert. lumbalis.
5. März	1888	Fjeld	460 „	♀	
16. „	1890	Hjeltefjord	597 „	♂	
18. „	„	„	525 „	♀	
22. „	„	„	442 „	♀	
24. „	„	„	618 „	♀	
26. „	„	„	587 „	♂	Flossenlänge 107 mm, Carpus wie bei dem Fötus vom 3. März. Phalangenzahl: 2, 7, 6, 4, 2. Die Medulla spin. reicht bis zur 7. Vert. lumbalis.

Datum	Jahr	Fundort	Totallänge	Geschl.	Anmerkungen
15. April	1885	Fjeld	630 mm	♀	
15. „	„	Bildöen	630 „	♂	
19. „	1888	Kobbeltvedt	617 „	♀	
20. „	„	Florvaag	530 „	♂	
22. „	1885	Raunefjord	665 „	♂	
24. „	„	„	680 „	♀	
26. „	1889	Hjeltefjord	745 „	♂	
29. „	„	„	730 „	?	Flossenlänge 124 mm, Carpus wie oben, Phalangenzahl: 2, 7, 6, 4, 2.
29. „	„	„	660 „	♀	
Mai	„	Herlö	745 „	♂	
3. „	1888	Hjeltefjord	655 „	♀	
6. „	1885	Sund	737 „	♂	
8. „	1890	Hjeltefjord	697 „	♂	
10. „	1889	Laagöen	860 „	♂	
2. Juni	1886	Bildöen	792 „	♂	
8. „	1888	Hjeltefjord	834 „	♂	Wurde bei dem Tod des Muttertiers geboren.
22. „	„	Kobbeltvedt	850 „	?	Carpus wie oben. Phalangenzahl: 2, 8, 6, 4, 2.

Jungen

11. Juni	1887	Solheimsvigen	885 mm	♀	Das Tier ist wahrscheinlich nicht viel mehr als einen Tag alt, da es noch schlecht schwimmen konnte, so dafs es ohne Schwierigkeit zu fangen war. Die Narben am Nabelstrang waren noch frisch.
17. Juli	1887	Kobbeltvedt	970 „	♀	Mit dem Muttertier zugleich getroffen. Die Nabelstrang-Narben waren ganz geheilt. Das Tier ist viel älter als das obengenannte, was auch die Gröfse zeigt. Es kann also wohl kaum viel älter als ein Monat sein.

Im August (1. Messung) können die Fötus des Braunfisches also eine Größe von 45 mm haben.

Der kleinste Fötus im Oktober ist nur 39 mm lang (Malm), der größte dagegen 410 mm (Van Beneden). Es muß angenommen werden, daß dieser Fötus die Hälfte der Länge des aus-

getragenen Fötus erreicht hatte, die wohl durchschnittlich zu 770 mm angenommen werden kann. Brehm setzt die Länge des ausgetragenen Fötus zu 50 cm. Van Beneden sagt, daß sie „parfois au delà de 2 pieds“ ist. Diese beiden Angaben sind doch zu klein gegriffen, die hier aufgeführten Messungen zeigen, daß der ausgetragene Fötus kaum viel kleiner als 700 mm sein kann wie das Weibchen, das Malm den 23. April 1869 erhielt, und daß er eine Länge von 860 mm erreichen kann. Das 885 mm neugeborene Weibchen vom 11. Juni 1887 scheint zu zeigen, daß der ausgetragene Fötus sogar eine Länge von ca. 880 mm erreichen kann. Ich fehle deshalb wohl nicht viel, wenn ich die durchschnittliche Länge des ausgetragenen Fötus zu 770 mm gesetzt habe.

Die durchschnittliche Größe der Fötus im Oktober (4 Messungen) ist 163 mm.

Im November (4 Messungen) ist der kleinste Fötus 10 mm, der größte 220 mm (Eschricht). Die durchschnittliche Größe in diesem Monat beträgt 157 mm oder etwas weniger als im vorigen Monat.

Im Dezember (1 Messung) können die Fötus eine Länge von 159 mm erreichen.

Im Januar (3 Messungen) ist der kleinste Fötus 310 mm lang, der größte 354 mm. Die durchschnittliche Größe in diesem Monate beträgt 328 mm. Die hier gefundenen Resultate stimmen gut mit den Erfahrungen Eschricht's überein, daß die Braunfischfötus in den drei Monaten November—Januar von einer Länge von einigen Zoll bis zu einem Fuß (33 mm) anwachsen.

Im Februar (1 Messung) kann der Fötus eine Länge von 445 mm erreichen. Jetzt erst finden wir eine Größe bei den Fötus, die der Fötus von Concarneau schon im Oktober erreicht hatte. Diese Größe muß im Februar die normale sein.

Im März sind die Fötus 442—618 mm lang (8 Messungen) mit einer durchschnittlichen Länge von 538 mm.

Vom Monat April hat man die größte Zahl Beobachtungen (11). Der kleinste Fötus in diesem Monat ist 530 mm lang, der größte 840 mm (Schneider); die durchschnittliche Größe ist 661 mm. Eschricht fand, wie schon gesagt, daß die Fötus in dieser Jahreszeit, „ved Lövspring“, eine Länge von 50—60 cm oder darüber hatten, was ja sehr gut mit den hier gemachten Beobachtungen übereinstimmt.

Im Mai (5 Messungen) haben die Fötus eine Länge von 665 bis 860 mm, durchschnittlich 738 mm.

Im Monat Juni haben wir vier Beobachtungen mit einer Fötuslänge von 792—850 mm. Die Mittelgröße in diesem Monat ist 825 mm.

Von den Monaten Juli und September haben wir leider keine Beobachtungen.

Die durchschnittliche Größe der Braunfischfötus ist also:

im	August	mit	1	Messung	45	mm
„	Oktober	„	5	„	163	„
„	November	„	4	„	157	„
„	Dezember	„	1	„	159	„
„	Januar	„	3	„	328	„
„	Februar	„	1	„	445	„
„	März	„	8	„	543	„
„	April	„	11	„	661	„
„	Mai	„	5	„	738	„
„	Juni	„	3	„	825	„

Die Fötus sind mit anderen Worten am kleinsten am Ende des Sommers, wachsen während des Herbstes und Winters und sind ausgetragene im Frühling, in den Monaten April—Juni.

Der 410 mm lange Fötus vom Oktober, den Van Beneden erwähnt, muß, wie schon gesagt, die halbe Länge des ausgetragenen Fötus erreicht haben. Wenn wir nun von der Annahme, daß die Tragzeit 9—10 Monate sei, ausgehen, würde er wahrscheinlich schon im Monat März geboren worden sein. Es scheint doch, als ob eine so frühe Geburt selten ist. Ausnahmsweise kommt es auch vor, daß die Geburt im Monat Juli vor sich gehen kann, so ist aller Grund, anzunehmen, daß das 700 mm lange Weibchen vom 14. Juli 1869, das von Malm beschrieben ist, in demselben Monat, Juli, geboren ist. Der 10 mm lange Fötus vom November 1889 wäre wahrscheinlich auch, wenn er sich hätte entwickeln können, im Juli geboren worden.

Trotz der einzelnen, zum Teil großen Schwankungen in der Größe der Fötus zeigt doch die Tabelle eine gewisse Regelmäßigkeit, die mir zu deuten scheint, daß die meisten Geburten in den Mai fallen. Zu demselben Resultat sind auch Brehm und Malm gekommen. Die Mitteilung Eschricht's, daß man an der Küste Grönlands im Monat Juni Braunfischjungen, die die Muttertiere begleiten, begegnen kann, scheint mir ebenso dafür zu sprechen, daß die meisten Geburten in den Mai fallen. Der Zeitraum, in welchen die Geburt des Braunfisches fällt, ist also ziemlich lang (ca. 5 Monate); er ist doch nicht so lang, daß wir ein Recht

haben, zu sagen, daß der Braunfisch zu unbestimmten Zeiten des Jahres gebiert.

Viele Verfasser wollen die Geburt in den Winter, in die Monate Januar oder Februar, verlegen. Dafür haben wir jedoch kein zuverlässiges Zeugnis, alle zuverlässigen Nachrichten in der Litteratur stimmen ganz mit den Resultaten überein, die wir bei Messungen des Fötus erhalten haben, daß nämlich der Braunfisch im Frühling gebiert.

Alle Verfasser, die die Brunstzeit erwähnen, verlegen diese in den Sommer. Brehm zufolge soll sie in den Monaten Juni bis August stattfinden. An der Küste Nordamerikas findet die Paarung besonders in den Monaten August — September statt [1]). An der Küste Norwegens paart sich der Braunfisch, nach Aussage der Fischer, am häufigsten in den Monaten Juli und August. Die Tabelle scheint mir anzudeuten, daß die Paarung im Juli oder vielleicht auch in der letzten Hälfte des Juni beginnt und, nach dem 10 mm langen Fötus vom November zu schließen, bis zum Oktober dauert. Da dieser doch exzeptionell klein ist, ist es wohl selten, daß die Paarung in eine so späte Jahreszeit fällt. Die Brunstzeit hat also wie die Zeit der Niederkunft eine Dauer von ca. 5 Monaten. Da die meisten Geburten wahrscheinlich in den Mai fallen, ist aller Grund, anzunehmen, daß die meisten Braunfische sich im August paaren, wenigstens an der Westküste Norwegens, wo die meisten hier erwähnten Fötus gesammelt sind. Wenn wir sagen können, daß die Bartenwalle „une époque fixe des amours“ haben, hat also auch der Braunfisch eine, obwohl diese etwas länger ist. Die Tragzeit beträgt 9—10 Monate.

Wir finden also: Phocaena communis paart sich im Sommer oder Herbst, in den Monaten Juni—Oktober. Er geht 9—10 Monate trächtig und gebiert im Frühling, in den Monaten März bis Juli ein Junges, das bei der Geburt eine Länge von 700 bis 860 mm hat und das sogar ca. 880 mm erreichen kann [2]).

---

1) Goode, The fisheries and fishery industries of U. S. Sect. I, Nat. Hist. of useful aquatic animals, 1884, pag. 15.

2) Cfr. Bergens Museums Aarsberetning 1889, No. 4, pag. 8.

Neue Cysticerkoiden mit Schwanzanhängen.

Von

Dr. **Otto Hamann,**

Privatdozenten der Zoologie in Göttingen.

Mit Tafel XXIV.

Seitdem ich in Gammarus pulex zwei eigenartig gebaute, noch unbekannte Finnenstadien von Bandwürmern, die in Enten schmarotzen, gefunden hatte[1]), habe ich während der Weiterführung meiner Echinorhynchenuntersuchungen den Schmarotzern dieses Krebses meine Aufmerksamkeit dauernd zugewendet. Im folgenden will ich die Beschreibung zweier neuer Finnen aus diesem Krebse geben, die beide wahrscheinlich zu Vogeltänien gehören. Konnte ich aber die früher beschriebenen Finnenstadien als zu Taenia sinuosa Zed. und Taenia tenuirostris Rud. gehörig bestimmen, so sind die Tänien dieser beiden Cysticerkoiden bisher noch unentdeckt. Da bisher überhaupt nur wenige Finnenstadien von Vogeltänien bekannt sind, so dürfte die Beschreibung, selbst wenn die Formen nicht durch ihren an Trematoden erinnernden Bau ausgezeichnet wären, von Interesse sein.

Die Bedeutung der zu beschreibenden Finnen liegt darin, daß sie uns über die Verwandtschaft der Trematoden zu den Cestoden Aufschluß geben, da ihre Gestalt vollständig den Cercarien gleicht, so daß man sie bei oberflächlicher Betrachtung mit solchen verwechseln kann.

---

1) Hamann, In Gammarus pulex lebende Cysticerkoiden mit Schwanzanhängen. Mit 1 Taf.; in: Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 24, N. F. 17, 1889.

Da ich beide Formen in vollständig ausgebildetem Zustande zur Untersuchung hatte, so daß ich über die Bildung des Rostellums, der Haken u. s. w. genauere Mitteilung machen kann, so gebe ich den zu ihnen gehörigen Tänien Namen, obgleich sie bisher, wie bemerkt, noch unentdeckt geblieben sind. Wegen der eigenartigen gabligen Gestalt der Haken benenne ich die eine Art Taenia bifurca, die andere, ebenfalls unbekannte, Taenia integra.

1. Das Finnenstadium von Taenia bifurca n. sp.

In Fig. 3 ist das Cysticerkoid in seiner gewöhnlichen Gestalt dargestellt, wie es in einen kugligen, den Scolex umschließenden Abschnitt von 0,7 mm Durchmesser und einen Schwanzanhang von 0,5 mm Länge oder darüber zerfällt. Eine dünne, 0,002 mm starke Hülle überzieht beide Abschnitte, indem sie überall der Oberfläche eng aufliegt. Zellen von spindliger Gestalt sowie Fasern treten in ihr auf. Die Hülle ist als Bildung der Darmwand des Gammarus anzusehen, an der die Cysticerkoiden befestigt sind.

Der vordere kuglige Abschnitt besitzt eine doppelte Wandung, eine äußere, 0,06 mm starke, helle, und eine geringer entwickelte innere, in der Zellen und Kerne hervortreten. Die innere Schicht setzt sich bei dieser Art in den Schwanzanhang fort. Es weicht hierin diese Form von den übrigen von mir geschilderten Cysticerkoiden ab.

Der Scolex des künftigen Bandwurmes liegt mehrfach gebogen oder gekrümmt in dem kugligen centralen Hohlraume des vorderen Körperabschnittes, da der Raum eine Streckung verbietet. Er ist stets an demselben Punkte befestigt, das heißt da, wo der Schwanzanhang entspringt. Seine Körpersubstanz geht in die der inneren Wandung über (*iW* in Fig. 3).

Die ausgebildeten Stadien besitzen 10 Haken, die in der in Fig. 18 dargestellten Weise gestellt sind. Die Länge der gleich großen Haken beträgt 0,065 mm. Sie zeichnen sich durch ihre lange Wurzel aus, sowie durch einen zweigeteilten Fortsatz, der unmittelbar unter der Basis des leicht gekrümmten Hakenendes hervorsteht und mit diesem in einer Ebene liegt. Dieser gablige Fortsatz, der offenbar dem Haken einen größeren Halt giebt, ist fast so groß als das gekrümmte Ende. In Fig. 15 sind zwei Haken von der Seite und von vorn gesehen dargestellt.

Ähnlich eigentümliche, gabelförmige Fortsätze an Tänienhaken sind mir nicht bekannt.

Die Haken waren bei allen Individuen eingestülpt, wie es Fig. 3 und 4 wiedergeben.

Neben den Formen mit kugligem vorderen Körperabschnitte traf ich solche an, bei denen der vordere Körperteil oval gestaltet war (Fig. 4). Diese Formen halte ich für die ältesten und dürfte ihre Gestalt durch das fortwährende Bestreben des Scolex, sich lang auszustrecken, hervorgerufen sein. In einem Falle war derselbe von seinem Mutterboden losgelöst und lag mit seinem freien Kopfende dem Schwanzanhang zugekehrt.

Über den ferneren Bau dieser hauptsächlich mit Sublimat konservierten Cysticerkoiden kann ich folgendes aussagen. Die äußere Wandung hat ihren anfangs sicher zelligen Bau verloren. Sie zeigt weder Zellen noch Kerne. Bereits am lebenden Tiere treten radiär verlaufende, dicht nebeneinanderstehende Streifen hervor. Offenbar ist dieser faserige Zerfall nach der Bildung des Scolex eingetreten.

Die innere Wandung hingegen hat den zelligen Bau bewahrt. Ich fand sie bald stärker, bald schwächer erhalten. Je älter die Tiere sind, desto geringer scheint sie entwickelt zu sein. Sie besitzt einen gallertartigen Charakter. In ihrer fein granulierten Grundsubstanz sind Zellen und oft dicht nebeneinanderlaufende unverzweigte Fasern erkennbar. Da, wo diese Wandung sich in den Schwanzanhang fortsetzt (vergl. den Schnitt durch diese Stelle, Fig. 14 *Sch*), liegen Zellen von unregelmäßiger Gestalt, deren geringe Zellsubstanz den kugligen Kern spärlich umhüllt. Im Schwanzanhang wird der Bau des Scolexparenchyms wiederholt, indem spindlige Zellen sich in radiärer Richtung oberflächlich angeordnet haben und so an ein Epithel erinnern. In der Mitte des Schwanzanhanges herrscht die Grundsubstanz vor, in der sternförmige Zellen mit ihren Fortsätzen ein Maschenwerk gebildet haben. Eine Cuticula ist oberflächlich nicht gebildet worden. Sie kommt nur dem Scolex zu.

Der Kopf des Scolex zeigt ein stark entwickeltes Rostellum, das in Fig. 9 längsdurchschnitten dargestellt ist. Seine Gestalt ist annähernd eiförmig. Der Querschnitt zeigt, daß sein Umfang kreisrund gebaut ist und keinerlei Abplattungen vorhanden sind. Es wird nach außen von einer starken, strukturlosen Membran allseitig umhüllt, die es vollständig von dem Parenchym des Kopfes abschließt (Fig. 9 *h*). Der Inhalt des Rostellums setzt sich aus

Fibrillen und Zellen zusammen. Unmittelbar unter der resistenten dicken Außenhaut trifft man eine Schicht von koncentrisch verlaufenden Fibrillen, während radiäre Fibrillen das Rostellum durchsetzen und an der Membran inserieren. Weiter findet man Fibrillen, die der Länge nach gelagert sind; sie sind in der Figur mit *lm* bezeichnet. Unregelmäßig geformte Zellen mit kugligem Kern und konstant einem Kernkörperchen liegen packetweise zuzusammen, das Innere erfüllend. Zwischen ihnen nehmen die Fibrillen ihren Weg. Jedenfalls sind diese Zellen als die Bildnerinnen der kontraktilen Fibrillen anzusehen. Um ihr weiteres Verhalten zu erkennen, muß man den Scolex nach der Übertragung in den definitiven Wirt untersuchen.

Unterhalb des Rostellums, dasselbe teilweise umfassend, liegt eine Zellmasse, die das noch wenig entwickelte Nervencentrum darstellt. Die dicht gedrängt stehenden Zellen messen 0,01 mm. In der selbst bei stärksten Vergrößerungen körnigen Substanz liegt ein kugliger, mit einem Körperchen versehener Kern. Die Gestalt der Zellen ist sehr wechselnd. An Klopfpräparaten gelingt es, sie isoliert zu untersuchen. Dann sieht man, wie feine Fortsätze von ihnen ausgehen, die Nervenfibrillen. Nervenzüge konnten in der Bindesubstanz eine Strecke weit verfolgt werden, da sie in der sich nicht färbenden Grundsubstanz als schwach gefärbte Stränge hervortreten. Das Nervencentrum liegt, ohne durch eine Hülle von dem Körperparenchym abgegrenzt zu sein, in diesem.

Eine 0,002 mm starke Cuticula überzieht den Scolex. Dicht unter ihr liegen Zellen von spindliger Gestalt, die eine neben der anderen radiär angeordnet. Zwischen diesen Lücken zwischen einander lassenden Zellen erstreckt sich die fein granulierte Grundsubstanz bis zur Cuticula. Der nach innen gewendete Fortsatz dieser Spindelzellen verliert sich, ohne Verzweigungen einzugehen, im Parenchym (Fig. 8). Ähnlich gebaute Zellen trifft man überall im Scolex an zwischen Fasern, die nach den verschiedensten Richtungen ihren Verlauf nehmen. Zellen, wie sie in Fig. 11a abgebildet sind, und solche, deren Kern von kaum erkennbarer Zellsubstanz umhüllt wird, liegen unregelmäßig zerstreut.

Zwei Wassergefäße durchziehen den Scolex der Länge nach, indem sie am hinteren Ende, da, wo er festsitzt, konvergieren und durch eine schwer erkennbare Öffnung nach außen münden. Im Kopfe unterhalb des Nervencentrums verzweigen sich die Exkretionskanäle (Fig. 9 *Wg*), indem sie das Rostellum rings umfassen und in seiner Mitte eine ringförmige Schleife bilden. Die

vier Saugnäpfe sind vollständig ausgebildet. Ein Schnitt senkrecht zu einem Saugnapf ist in Fig. 13 wiedergegeben.

2. Das Finnenstadium von Taenia integra n. sp.

Die Cysticerkoiden dieser Art kommen stets in großer Menge in der Leibeshöhle von Gammarus vor, indem einzelne am Darm befestigt sind, die anderen aber mit diesen eng zusammenliegen und mehrere Millimeter große Packete bilden können. Sie sind sämtlich von einer Hülle umgeben, die in den bindegewebigen Teil der Darmwand des Gammarus übergeht. In einzelnen Individuen fand ich bis 100 Cysticerkoiden vor, die in einzelnen Trupps zusammenlagen.

Die Länge dieser Form beträgt zwischen 0,7 und 1 mm. Hiervon kommt auf den Schwanzanhang 0,4 bis 0,5 mm. Der vordere Körperabschnitt ist kuglig oder schwach eiförmig. Der Schwanzanhang ist eine Fortsetzung der äußeren Wand des kugligen Abschnittes. An seiner Ursprungsstelle liegen zwei Embryonalhaken, die fast bei allen Individuen auffindbar waren. Sie sind 0,006 mm lang. Die Hülle, welche den Cysticerkoiden umschließt, liegt ihm eng an und setzt sich auch auf den Schwanzanhang fort. Ihr zelliger Bau ist aus Fig. 8 zu erkennen. Sie erscheint als Fortsetzung der Zellwucherung (Fig. 1), die an der Stelle der Anheftung der Finne in der Darmwand des Gammarus sich gebildet hat.

Auch bei dieser Art liegt der Scolex gewunden in dem engen, ihm zur Verfügung stehenden Hohlraume des vorderen Abschnittes. Die Wandung des letzteren ist eine doppelte, eine äußere, stark entwickelte und eine innere, nur schwach hervortretende. Die oberflächliche Schicht der äußeren Wandung ist ähnlich gebildet wie die gesamte Wandung der vorigen Art, das heißt, sie ist frei von Zellen und zeigt einen Zerfall in radiäre Streifen (Fig. 7). Unterhalb dieser streifigen Oberfläche besteht das Parenchym aus einer feinkörnigen Grundsubstanz, in der verschieden gebaute Zellen eingebettet liegen. Neben Spindelzellen und sternförmig verästelten Zellen, deren Fortsätze auf weite Strecken sich verfolgen lassen, liegen blasige, 0,005 mm große Zellen. Weiter trifft man Zellen, bei denen der unregelmäßig geformte Kern sich dunkel färbt, während die Zellsubstanz um ihn nur in kaum wahrnehmbarer Gestalt vorhanden ist und sich in feine Fibrillen verästelt, so daß eine netzförmige Struktur zustande

Im Schwanzanhang sind die Spindelzellen oberflächlich radiär angeordnet, während der centrale Teil von längsverlaufenden Fibrillen und Spindelzellen eingenommen wird (Fig. 8). Die innere Wandung besitzt bei dem vollständig ausgebildeten Cysticerkoid nur einen Durchmesser von 0,006 mm. Sie läßt Zellen und Fasern erkennen.

Der Scolex (Fig. 2) zeigt unterhalb seiner 0,002 mm dicken, glasig hellen Cuticula eine Lage ringförmig verlaufender Muskelfibrillen und unterhalb derselben spindlige Zellen, eine neben der anderen radiär angeordnet. Die der Oberfläche abgewendeten Fortsätze dieser Zellen verlaufen in der Grundsubstanz, ohne sich zu verzweigen. Unter den Zellen, die in dieser vorkommen, lassen sich die jungen Muskelzellen (Fig. 11), deren Zellsubstanz einen charakteristischen kugligen Kern umschließt, leicht unterscheiden.

Das Exkretionssystem besteht aus zwei den Körper der Länge nach durchziehenden, 0,007 mm starken Gefäßen, die am Ursprung des Scolex konvergieren und sich vereinigend nach außen münden. Im Kopfe teilt sich jedes Gefäß, und indem die Teilstücke jederseits verschmelzen, kommt es zu einem Ringe, der das Rostellum umfaßt. Die Wandung der Exkretionskanäle besteht aus einer hyalinen Membran, der außen abgeplattete Zellen aufliegen, ihre Bildnerinnen (Fig. 17). Auf dem Querschnitt Fig. 16 sieht man, in welcher Weise diese Zellen untereinander verschmolzen sind und sich an der Bildung der Wandung beteiligen. Von den beiden Hauptkanälen gehen unter rechtem Winkel feinste Kapillaren ab, wie man sich an mit FLEMMING's Gemisch konservierten und gezupften Präparaten überzeugen kann. Es enden diese Kapillaren in kaum meßbaren Anschwellungen birnförmiger Gestalt, die wohl als junge Wimpertrichter anzusehen sind.

Das Rostellum dieser Art ist sehr wenig entwickelt. Desto stärker treten aber die vier Saugnäpfe unterhalb desselben hervor. Das Nervencentrum setzt sich aus unregelmäßigen Zellen zusammen, die den bei der vorigen Art geschilderten entsprechen. Zwei aus längsverlaufenden, haarfeinen Fibrillen bestehende, auf dem Querschnitt als fein granulierte Masse erscheinende Nervenzüge sind streckenweise zu verfolgen, aber noch sehr gering ausgebildet.

Was nun die Auffassung dieser beiden Cysticerkoiden betrifft, so ist ihr Körper in gleicher Weise entstanden zu denken wie der der früher von mir entdeckten Formen, von denen ich Entwickelungsstadien auffand. Wir haben uns also vorzustellen, daß der Leib der Oncosphaera in einen vorderen kugligen und einen

hinteren, lang ausgezogenen, schwanzförmigen Anhang zerfiel, der die Embryonalhaken trägt. Im vorderen, anfangs soliden Abschnitt erfolgte eine Aufhellung, eine Bildung eines Hohlraumes, mit der Hand in Hand eine Einstülpung an dem dem Ursprung des Schwanzanhanges abgewendeten Pole entstand, wie es der beifolgende Holzschnitt Fig. 1 zeigt [1]). Auf diese Weise ist die innere

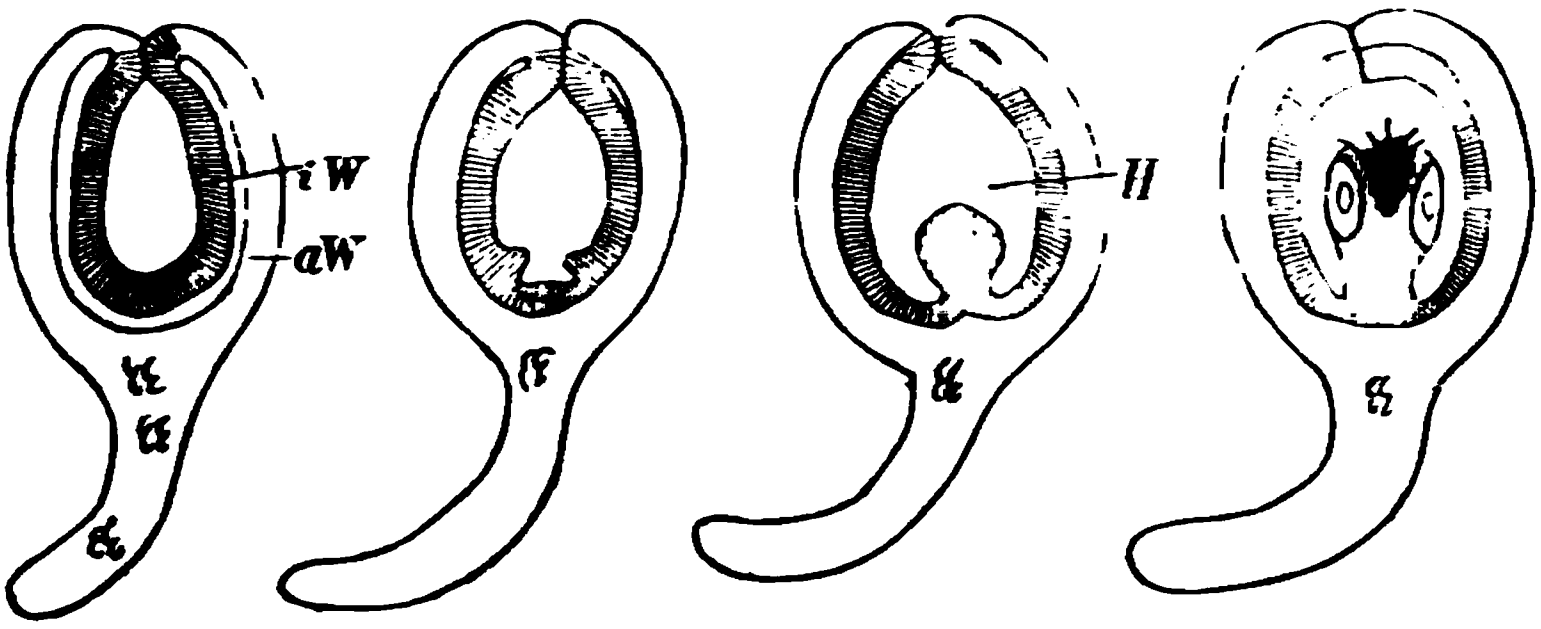


Fig. 1—4.

Wandung *iW* entstanden, in deren Tiefe sich später Zellen polsterartig erheben. Aus dieser soliden, kolbenförmigen Erhebung (Fig. 2), die nun rasch weiter wächst, bilden sich das Rostellum, Haken und Saugnäpfe und wir haben so den jungen Scolex in der Fig. 4 wiedergegebenen Form vor uns, wie ich ihn für Taenia sinuosa und Taenia tenuirostris geschildert habe. Bei Taenia integra und Taenia bifurca wächst der Scolex in der Länge weiter, dehnt sich in der Höhlung *H* in der Weise aus, daß er sich in Windungen legt, wie oben beschrieben wurde.

Hierdurch unterscheiden sich beide Formen von den früheren; sie weichen aber noch in anderen Stücken von ihnen ab; besonders in der Größe, denn das Cysticerkoid von Taenia integra überragt das von Taenia sinuosa um das Dreifache. Weiter liegt bei beiden neuen Arten der Schwanzanhang frei wie bei den Cercarien.

---

1) Braun bemerkt (in: Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde, 7. Bd., No. 7, 1890. Referat der Arbeit: In Gamm. pul. lebende Cysticerkoiden mit Schwanzanhängen), dafs möglicherweise die Gammariden des Rauschenwassers bei Mariaspring durch Zugvögel (hier Anas bosch. fera) mit den Finnen von Taenia tenuirostris infiziert worden seien, so dafs man nicht anzunehmen brauche, dafs dieser Bandwurm auch in der zahmen Ente sich finde. Diese Annahme hat viel für sich, da thatsächlich im Herbst und Frühjahr Zugvögel an dem Fundorte Halt machen und ich in dortigen Enten den Cestoden umsonst gesucht habe.

Er wird zwar auch von einer eng anliegenden Hülle umgeben, aber diese umschließt beide Körperabschnitte getrennt, während bei Taenia sinuosa der Schwanzanhang der ausgebildeten Finnen den vorderen Körperabschnitt eng anliegt.

Nach dem Erscheinen meiner ersten Arbeit über diese geschwänzten Finnenstadien ist mir eine tschechisch geschriebene Abhandlung über ähnliche Formen aus Krebsen durch die Güte des Verfassers zugegangen. In der Leibeshöhle speziell von Gammarus pulex hat Mrázek [1]) ein Cysticercoid gefunden, das im Habitus meinem Cysticerkoid Taeniae bifurcae gleicht, aber 18 Haken besitzt. Die Haken ähneln, nach seiner Abbildung zu schließen, sehr der genannten Art. Sie besitzen den eigenartigen Wurzelfortsatz, nur ist dieser ungegabelt. Den feineren Bau schildert keine Abbildung und was im Texte steht, ist mir — da tschechisch geschrieben — ein Rätsel geblieben.

Außer diesem Cysticerkoid, das seinen Haken nach zu schließen, zu einer noch unbekannten Tänie gehört, hat Mrázek die geschwänzten Finnenstadien für Taenia fasciata und Taenia coronula in Cyclops agilis, Cypris ovum und Cypris compressa entdeckt. Beide Finnenstadien zeichnen sich durch die enorme Länge ihrer Schwanzanhänge aus, auf denen noch teilweise die Embryonalhäkchen vorhanden waren.

Mit Einschluß dieses noch unbekannten Cysticerkoiden haben wir in Gammarus pulex 5 verschiedene Finnen bis jetzt kennen gelernt, von denen ich 4 gefunden habe. Sie gehören zu Taenia sinuosa Zed., Taenia tenuirostris Rud., Taenia bifurca n. sp., und Taenia integra n. sp.

Nehmen wir noch hinzu, daß in der Leibeshöhle dieses Krebses die Larven von Echinorhynchus polymorphus Brems. und Echinorhynchus proteus Westrumb schmarotzen, sowie daß er verschiedenen Distomeen (etwa vier) als Zwischenwirt dient und sein Darm von Gregarinen bevölkert wird, während als Epizoen sowohl Rädertiere als Infusorien ihn bevölkern, so wird es nicht Wunder nehmen, wenn wir diesen Krebs als eine wahre Parasitenherberge bezeichnen. Daß die Larven der genannten Vogeltänien auch in

---

1) O cysticerkoidech našich korýšů sladkovodnich, sepral Al. Mrázek. (Zoláštni otisk z věstníka královskéčeské společnosti Nauk.) 1890.

anderen der kleinen Krebsformen des süßen Wassers vorkommen, ist nicht ausgeschlossen. Im Gegenteil ist es sehr wahrscheinlich, daß die Larven der Ententänien auch Daphnien oder Cyclopiden als Zwischenwirte besitzen können, wie ja beispielsweise der Cysticercus cellulosae und andere Finnen außer beim Menschen in einer ganzen Reihe von Säugetieren gefunden worden sind.

Was die Bedeutung unserer geschwänzten Finnen anlangt, so habe ich bereits früher [1]) auf ihre Ähnlichkeit mit den Cercarien hingewiesen. Sie geben aber weiter der Ansicht eine Stütze, die in den Cysticerkoiden ursprüngliche Finnenformen sieht, da sie ausschließlich bisher in Wirbellosen gefunden worden sind und wir berechtigt sind, in diesen die am wenigsten abgeänderten ursprünglichen Stadien zu suchen und die Finnen, welche Wirbeltiere als Zwischenwirte haben, als sekundär veränderte anzusehen. Wenn wir ihre Entwickelung, besonders die Entstehung des Kopfes mit Haken und Saugnäpfen, wie ich ihn geschildert habe, überhaupt ihre Form mit dem die Embryonalhäkchen tragenden Schwanzabschnitt als primär betrachten, wie dies auch Claus [2]) thut, so wird man „den Blasenkörper der Finne des Wirbeltieres aus dem vergrößerten und durch Ansammlung einer wässrigen Flüssigkeit blasig aufgetriebenen Schwanzanhang des Cysticerkoides abzuleiten und als von diesem aus entstandene, dem parasitischen Aufenthalt im Vertebratenleibe angepaßte sekundäre Modifikation zu beurteilen haben".

Den Beweis zu dieser Auffassung findet C. Claus nicht nur im einfacheren Bau, den die Cysticerkoiden zeigen, nicht nur in ihrer geringeren Größe und ihrem Vorkommen im Körper der phyletisch älteren Wirbellosen, sondern vor allem „durch die überraschende Ähnlichkeit in der Formerscheinung, welche zwischen gewissen Cysticerkoiden und Cercarien besteht und eine unmittelbare Homologisierung beider möglich macht, erhärtet und bestätigt". Claus weist auf das von Stein beschriebene Cysticerkoid,

---

1) Hamann, In Gammarus pulex lebende Cysticerkoiden mit Schwanzanhängen; in: Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 24, N. F. 17, 1889.

2) C. Claus, Zur morphologischen und phylogenetischen Beurteilung des Bandwurmkörpers; in: Arbeiten des zoolog. Institutes Wien, Bd. 8, 1889. Vergl. weiter C. Claus, Lehrbuch der Zoologie, 5. Aufl., 1891.

auf den Archigetes Sieboldii hin und auf die Angaben Grassi's und Rovelli's [1]), die ihm bereits zur Kenntnis gekommen waren, ohne aber die Deutungen der letztgenannten Forscher zu teilen, die die einzelnen Teile des Cysticerkoides der Taenia elliptica mit den einzelnen Organen der Cercarie homologisierten. Diese so weit gehende Homologisierung ist deshalb zurückzuweisen, weil sich die Anlage des Scolexkopfes bei den Vogeltänien, wie ich [2]) gezeigt habe, anders verläuft, als es für Taenia elliptica bekannt ist. Homologisieren wir aber den Schwanzanhang des Cysticerkoiden dem gleichen Gebilde der Cercarie und ebenso ihrer vorderen Körperteile, so fällt die Ansicht, die in der Finne einen aus zwei Individuen bestehenden Tierstock sieht, und wir müssen, wie das C. Claus ausführt, das Cysticerkoid und den von ihm abzuleitenden Bandwurm als ein Individuum betrachten.

Diese Ansicht wird durch Untersuchungen, die ausschließlich mit der Absicht unternommen werden, in Wirbellosen, besonders Krebsen, Anneliden, Hirudineen und andere Cysticerkoiden zu finden, sicher eine Stütze finden, indem dieses Finnenstadium sich als das für Wirbellose typische herausstellen wird.

Nachtrag.

Durch die Güte des Verfassers ging mir soeben eine neue Veröffentlichung von Mrázek [3]) zu, die über geschwänzte Cysticerkoiden handelt. Die von diesem Autor gefundene Form, aus Gammarus pulex, die ich oben erwähnte, hat den Namen Cysticercus Hamanni Mrázek erhalten. Die Haken werden nochmals abgebildet. Von großem Interesse ist die Thatsache, daß die von mir gefundenen und zu Taenia sinuosa und Taenia tenuirostris gehörigen geschwänzten Finnen nicht nur Gammarus pulex zum Zwischenwirt haben, sondern außer diesem Amphipoden auch in Copepoden, und zwar Cyclops agilis Koch, Cyclops viridis Fsch. und Cyclops lucidulus Koch angetroffen worden sind.

---

1) Grassi und Rovelli, in: Centralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde, Bd. 5, 1889.

2) Hamann, in: Jen. Zeitschr., Bd. 24, N. F. 17, 1889.

3) Příspěvky K., vývojezpytu některých tasemnic ptačích. Věstník kr. č. opol. nauk. 1891.

Wie von vornherein zu erwarten ist, zeigen die Finnen je nach der Größe ihres Wirtes, Änderungen in ihrem Habitus, wie aus den Abbildungen hervorgeht, die ich von T. sinuosa gegeben habe, und die sämtlich mit der Camera gezeichnet vollständig treu die Tiere wiedergeben. Die Leibeshöhle des Gammarus bietet den sich entwickelnden Oncosphären mehr Raum als die der kleinen Cyclopiden; so erklärt sich die Größe und kräftigere Gestalt der in ersteren schmarotzenden Finnen leicht gegen die geringere Größe der in Cyclops lebenden.

Tafelerklärung.

(Tafel XXIV.)

Fig. 1. Cysticerkoid von Taenia integra n. sp. Lupenvergrößerung. *aW*, *iW* äußere und innere Wandung des kugligen vorderen Körperabschnittes; *S* Scolex mit Saugnäpfen und Hakenkranz.

Fig. 1 b. Zwei Kalkkörper und ein Embryonalhaken; ebendaher. F. oc. 2 (Zeiss).

Fig. 2. Längsschnitt durch ein Cysticerkoid derselben Art. *h* Die äußere Hülle. *S* Saugnäpfe; *R* Rostellum; *H* Hakenkranz; *iW*, *aW*, innere und äußere Wandung des vorderen Körperabschnittes; A. oc. 4. Zeiss. Sublimat, Boraxkarmin, Alkohol abs., Terpentinbalsam.

Fig. 3. Cysticerkoid von Taenia bifurca n. sp. Bezeichnung wie in Fig. 2.

Fig. 4. Ein solches mit losgelöstem Scolex. Lupenvergrößerung. Glycerin.

Fig. 5. Haken von Taenia integra. F. oc. 3.

Fig. 6. Stück von einem Längsschnitt durch die Haut des Scolex von Taenia integra. D. oc. 3. Sublimat, Hämatoxylin, Alkohol abs., Terpentinbalsam.

Fig. 7. Stück von einem Schnitt durch den vorderen Körperabschnitt, die äußere Wandung zeigend. D. oc. 3. Gleiche Konservierung.

Fig. 8. Längsschnitt durch den Schwanzanhang derselben Art. D. oc. 3. Gleiche Konservierung.

Fig. 9. Längsschnitt durch das Rostellum. *h* Umgrenzungshülle desselben; *lm* Längsmuskelfibrillen; *rm* der Quere nach verlaufende Fibrillen; *N* Nervencentrum; n^1 n^2 Nervenzüge; *Wg* Exkretionskanäle; Sublimat, Alaunkarmin u. s. w. D. oc. 2.

Fig. 9a. Isolierte Zellen aus dem Nervencentrum. F. oc. 3. Dies. Konservierung.

Fig. 10. Stück eines Schnittes durch die Haut. Taenia bifurca. D. oc. 3. Flemming's Chrom-Osm.-Essigsäure, Alkohol abs., Terpentinbalsam.

Fig. 11. Zellen aus dem Scolex von Taenia bifurca. F. oc. 2.

Fig. 12. Junge Muskelzellen, ebendaher. F. oc. 2.

Fig. 13. Längsschnitt durch einen Saugnapf, ebendaher. D. oc. 3.

Fig. 14. Schnitt durch die Ansatzstelle des Schwanzanhanges *Sch*, um seinen Ursprung aus der inneren Wandung *iW* zu zeigen. Taenia bifurca. Sublimat, Boraxkarmin, Alkohol abs., Terpentinbalsam. D. oc. 3.

Fig. 15, a, b, c, d. Haken von Taenia bifurca in verschiedenen Ansichten. D. oc. 3.

Fig. 16. Zwei durchquerte Exkretionskanäle von derselben Art. D. oc. 3.

Fig. 17. Längsdurchschnittener Exkretionskanal. Taenia integra. F. oc. 3.

Fig. 18. Hakenkranz von Taenia bifurca. D. oc. 2.

Über den Bau und die Entwickelung von Taenia longicollis Rud.

Ein Beitrag zur Kenntnis der Fischtänien.

Von

Dr. v. Linstow in Göttingen.

Mit Tafel XXV.

Die Fischtänien bilden eine kleine abgeschlossene Gruppe in dem großen Genus Taenia, die gekennzeichnet ist durch den Mangel eines Rostellums mit Haken am Scheitel des Scolex, und über ihren feineren Bau ist ungemein wenig bekannt, daher ich die Gelegenheit benutzte, die Anatomie und Histologie von Taenia longicollis zu untersuchen, die ich in Osmerus eperlanus fand.

Obgleich ich eine Reihe von Fischtänien gefunden habe, nämlich Taenia ocellata Rud. aus Perca fluviatilis, T. macrocephala Crepl. aus Anguilla vulgaris, T. osculata Goeze aus Silurus glanis, T. torulosa Batsch aus Alburnus lucidus, T. filicollis Rud. aus Gasterosteus aculeatus, T. cyclops m. aus Conegonus maraena, ist es mir doch bei T. longicollis zum ersten Mal gelungen, Exemplare mit geschlechtsreifen Proglottiden zu finden; alle anderen Arten waren noch nicht völlig entwickelt; sie wurden meistens im Winter gefunden, und vielleicht entwickeln sich die Proglottiden der Fischtänien nur im Sommer zur Geschlechtsreife, wie solches auch Zschokke [1]) annimmt.

Die Fischtänien bilden, wie die folgenden Untersuchungen zeigen werden, einen Uebergang zwischen den Tänien der Warmblüter und der Cestoden-Familie, welche Diesing Paramecocotyleen

1) l. c. pag. 14.

nennt und weichen von den Säugetier- und Vogeltänien wesentlich ab.

Taenia longicollis kommt in Salmoniden vor, und zwar in Trutta trutta, Trutta fario, Trutta lacustris, Salmo umbla, Coregonus Wartmanni, Coregonus albula, Thymallus vulgaris und Osmerus eperlanus, deren Darm sie bewohnt.

Das größte von mir untersuchte Exemplar war 46,4 mm lang und hinten 0,83 mm breit; der Scolex hat eine Breite von 0,43 mm, der darauf folgende Halsteil mißt 0,3 mm; die ersten erkennbaren Proglottiden sind 0,43 mm lang und 0,71 mm breit, die am ersten Drittel der Proglottidenkette, wo die Cirren entwickelt sind, haben eine Länge von 0,53 und eine Breite von 0,99 mm; hierauf nimmt die Länge erheblich zu und die Breite etwas ab, da die letzten Proglottiden 1,03 mm lang und 0,83 mm breit sind; am Ende der Kette überwiegt also die Länge die Breite. Der ungegliederte sogenannte Halsteil ist 3,2 mm lang; zählbare Proglottiden waren 63 vorhanden; zu bemerken ist, daß die Exemplare noch kaum reife Eier mit Embryonen enthielten. Die letzte Proglottide ist dreieckig, nach hinten ausgezogen.

Zschokke [1]) hat viel größere Exemplare beobachtet, die 60 bis 180 mm lang und 2 mm breit waren; den Halsteil findet derselbe $^1/_3$ der ganzen Länge einnehmend, die mit reifen Eiern gefüllten letzten Proglottiden waren doppelt so lang wie breit, und wurden hier 250—350 Proglottiden gezählt. Bei Taenia filicollis fand Zschokke 60—100 Proglottiden, deren letzte abgerundet war, bei Taenia Salmonis umblae 100—150; nach Grimm [2]) hat Taenia sagitta nur 23 Proglottiden, deren letzte auch hier abgerundet ist, während dieselbe bei Taenia ambigua etwas aufgeschlitzt ist.

Man unterscheidet eine Rindenschicht, welche aus Cuticula, Cutis, den Hautmuskeln, der mächtigen Hypodermis und noch einer Muskelschicht besteht, und eine Centralschicht, welche aus Parenchym, den Geschlechtsorganen, dem Nerven- und Gefäßsystem zusammengesetzt ist und von Parenchymmuskeln durchzogen wird.

Die sehr feine Cuticula erscheint homogen; die 0,0026 mm starke darunter liegende Cutis ist schmutzig-gelblich von Farbe und ist für Farbstoffe untingirbar; sie ist fein radiär gestreift und verdient nicht die Bezeichnung Epidermis, da sie nicht aus Zellen besteht (Fig. 5, *ctl, ct*).

---

1) l. c. pag. 15.
2) l. c. pag. 245.

Unter ihr liegt eine dünne Ring-, darunter eine ebensolche Längsmuskelschicht; erstere bildet keine zusammenhängende Schicht, vielmehr liegen die einzelnen Fasern ziemlich weit von einander entfernt; an der Innenseite der Hypodermis folgt nochmals eine feine Längsmuskellage. Das Parenchym wird von vereinzelten, wenig mächtigen Dorsoventralmuskeln durchzogen (Fig. 5 *rm*, *lm I*, *lm II*, *dsvm*).

Taenia ambigua hat nach Grimm [1]) Längs-, Quer- und Ringmuskeln, in der Grundsubstanz aber geschlängelte Dorsoventralmuskeln; alle sind ungemein dünn und zart und an manchen Stellen kaum erkennbar.

Die Hypodermis oder Subcutanschicht ist ungemein mächtig entwickelt und besteht aus dicht gedrängten, großen, blasigen Zellen mit einem oder mehreren runden Kernen, die ein glänzendes Kernkörperchen enthalten und von außen nach innen an Größe abnehmen (Fig. 5 *r*), auch bei Taenia ambigua ist nach Grimm die Subcutanschicht verhältnismäßig stark entwickelt.

Das Parenchym besteht aus Zellen von sehr merkwürdigem, flaschenförmigem Bau, zwischen denen länglich-runde Kerne liegen (Fig. 5 *par*); erstere sind achromatisch, auf Flächenschnitten rundlich, durchschnittlich 0,034 mm groß, mit rundem, 0,0065 mm messendem Kern, der von der Fläche gesehen langgestreckt ist und in der Achse der Zelle liegt; von ihm aus gehen nach der Außenmembran der Zelle Septa; der Kern ist schwach, das Kernkörperchen etwas stärker färbbar; auf Querschnitten erscheinen die Zellen, wie es in Fig. 11 dargestellt ist.

Grimm [2]) findet bei Taenia sagitta eine körnchenreiche Grundsubstanz, bei Taenia ambigua aber feine, polygonale, abgerundete, gekernte Zellen, die durch eine feinkörnige Masse unter einander verbunden sind, während in den älteren Proglottiden die Zellen mehr und mehr schwinden.

Kalkkörperchen fehlen bei Taenia longicollis; nach Zschokke sind sie bei Taenia ocellata zahlreich vorhanden, von Form oval, bei Taenia torulosa und Salmonis umblae finden sie sich ebenfalls in Menge, besonders im Scolex und Halsteil.

Der Scolex zeigt die gewöhnlichen 4 Saugnäpfe, die kreisförmig sind und 0,12—0,14—0,18—0,19 mm messen, in der Scheitelgegend aber steht ein fünfter, der halb so groß ist; sie bestehen,

---

1) l. c. pag. 246.
2) l. c. pag. 242, 245.

von außen nach innen gerechnet, aus 1) einer Cuticuda, 2) Äquatorialmuskeln, 3) Meridianmuskeln, 4) mächtigen Radiärmuskeln, 5) Meridian- und 6) Äquatorialmuskeln.

Carus [1]) findet bei Taenia osculata außer den vier gewöhnlichen auch einen Stirnsauguapf, der bei jungen Tieren mit 4 Reihen Haken bewaffnet ist, und bei Taenia sagitta endet der Scolex nach Grimm [2]) vorn in eine Spitze, die kleine Haken trägt.

Das Gehirn ist ein zwischen den Saugnäpfen 0,09 mm vom Scheitel entfernt gelegener Zellhaufen; die Ganglienzellen, welche unipolar sind, zeigen einen oder mehrere Ausläufer, sie sind achromatisch, der rundliche Kern ohne Kernkörperchen färbt sich schwach (Fig. 1 *d*; 14). Zwei Hauptlängsnervenstränge nehmen von hier aus ihren Ursprung, die seitlich links und rechts nach innen von der inneren Längsmuskelschicht, nach außen aber von dem Dotterstock und zwischen und nach außen von den Gefäßen verlaufen; sie sind halb eiförmig im Querschnitt und 0,026 mm breit und 0,011 mm dick (Fig. 3, 5, 7 *d*).

Das Gefäßsystem wird gebildet aus zwei größeren Längsgefäßen, von denen eins links und eins rechts nach außen vom Dotterstock verläuft (Fig. 3 u. 5 *b*), und sechs kleineren, von denen drei rechts und drei links an der anderen Körperfläche ersteren gegenüber, stark geschlängelt und vielfach untereinander anastomosierend hinziehen, so daß man auf Querschnitten (Fig. 3 u. 5 *c*) nicht immer drei sieht. Verfolgt man diese Gefäße von hinten nach vorn, so sieht man, daß sie 0,18 vom Scheitel entfernt rechtwinklig nach innen umbiegen, um dicht hinter dem Hinterrande der Saugnäpfe zu einer ringförmigen Kommissur zusammenzutreten, von der nach vorn 4 Äste in die Winkel auslaufen, welche je zwei benachbarte Saugnäpfe miteinander bilden (Fig. 2 u. 1 *h*). Die beiden größeren Längsgefäße sind 0,019 mm breit und werden 0,08 mm nach vorn vom Hinterrande jeder Proglottide durch eine Querkommissur verbunden; die sechs kleineren sind 0,0078 mm breit, alle Gefäße sind stark geschlängelt und münden hinten in eine kleine Endblase, die an der Spitze der vorgezogenen Endproglottide liegt (Fig. 12 *s*).

Das Gefäßsystem ist von den früheren Autoren eingehender besprochen als alle anderen Organe; es ist, ohne daß man die

---

1) l. c. pag. 14.
2) l. c. pag. 241.

Schnittmethoden anzuwenden nötig hätte, durch einfache Kompression des unverletzten Tieres zur Anschauung zu bringen.

Cobbold [1]) giebt an, daß bei Taenia filicollis vier Gefäße in der ganzen Proglottidenkette deutlich zu erkennen waren, die bei einigen erwachsenen Exemplaren vorn so dicht bei den Saugnäpfen endeten, daß es schien, als ob sie in dieselben einmündeten.

Carus [2]) beobachtete bei Taenia ocellata eine kleine kontraktile Endblase, in welche zwei große Gefäße einmündeten, während zwei kleinere sich hinten in feine Äste auflösten, während er bei Taenia osculata zwei reich anastomosierende Gefäßsysteme links und rechts in der Proglottidenkette fand, die nicht nur hinten in eine Schwanzblase, sondern auch im Verlaufe nach außen münden.

Wagener [3]) bildet die Veränderungen der pulsierenden Endblase von Taenia osculata ab, ohne seine Beobachtung zu beschreiben; scheinbar wird dieselbe beim Zusammenziehen verkürzt und verschmälert.

van Beneden [4]) findet bei Taenia torulosa in der Scheitelgegend ein ringförmiges Kapillarnetz, von dem vier öfter anastomosierende Längsgefäße mit welligem Verlauf entspringen, die hinten in eine kleine kontraktile Endblase münden; letztere nennt er Vésicule pulsatile, die Kanäle canaux urinaires.

Zschokke beobachtet bei Taenia ocellata und Salmonis umblae 2 Längsgefäße.

Die Geschlechtsorgane liegen in jeder Proglottide so verteilt, wie Fig. 7 es in schematischer Weise wiedergiebt, die ein Flächenbild derselben bietet; auf Querschnitten erscheint die eine Seite gewölbter, die ich mit Rücken-, die andere flacher, die ich als Bauchfläche bezeichne; mehr in der Rückenfläche liegen Samenblase, Schalendrüse und die zwei großen Gefäße, mehr in der Bauchhälfte Uterus, Keimstöcke, Cirrusbeutel, Vagina und die sechs kleinen Gefäße.

Die Geschlechtsöffnungen liegen wandständig und zwar unregelmäßig abwechselnd rechts und links.

Dasselbe fand Diesing für Taenia macrophalla, Zschokke für Taenia ocellata, filicollis und Salmonis umblae; regelmäßig abwech-

---

1) l. c. Fig. 1.
2) l. c. Fig. 13 u. 14.
3) l. c. Tab. III, Fig. 16.
4) l. c. Tab. XII, Fig. 1—3.

selnd scheint Zschokke sie bei Taenia torulosa, einseitig bei Taenia longicollis gesehen zu haben.

Die Hoden sind große, mehrzellige Drüsen, die nach innen von den Dotterstöcken liegen; man findet etwa 25 in jeder Proglottide; sie sind fast kugelförmig im Umfang, bis 0,09 mm groß und enthalten 3—4 Tochterzellen mit zahlreichen, 0,0052 mm großen Enkelzellen, in denen die langen, fadenförmigen Samenkörperchen entstehen (Fig. 3 u. 5 *f*).

Grimm beschreibt bei Taenia ambigua hinter dem Cirrusbeutel eine „doppelte Samendrüse", während Zschokke angiebt, daß die Hoden bei Taenia ocellata groß und oval sind und seitlich vom Keimstock liegen, bei Taenia longicollis nennt er sie zahlreiche, runde Blasen und bei Taenia Salmonis umblae werden sie ziemlich groß und kuglig genannt.

Die Vasa deferentia leiten den Samen in die Samenblase.

Die Samenblase ist ein großes Organ, welches aus einer schlingenförmig aufgerollten Fortsetzung des stark erweiterten Stammes des Vas deferens gebildet wird; das Rohr ist strotzend mit Samen gefüllt und dem Schlingenconvolut fehlt eine besondere Hülle (Fig. 3 *g*).

Als Fortsetzung nach außen tritt aus ihm das Vas efferens heraus, das nach Bildung mehrfacher Windungen (Fig. 6 u. 7 *k*) in den Cirrusbeutel führt.

Der Cirrusbeutel ist spindelförmig und seine Wandung wird durch eine Schicht Längs- und eine Lage Ringmuskeln gebildet (Fig. 6 u. 7 *i*); er enthält im Innern den Cirrus und die Prostata und bei vorgestülptem Cirrus wird der Raum zwischen letzterem und dem Cirrusbeutel durch lockeres Bindegewebe erfüllt; er ist 0,11 mm groß.

Bei Taenia sagitta ist dieses Organ nach Grimm[1]) ziemlich groß und kolbenförmig und seine Wandung besteht aus Längs- und Quermuskeln; auch bei Taenia ambigua erscheint es kolbenförmig; Zschokke nennt es bei Taenia Salmonis umblae groß und birnförmig.

Der Cirrus wurde 13,8 mm vom Scolex bei dem 46,4 mm langen Exemplare sichtbar; er ist kurz und kolbenförmig, 0,34 mm lang und ragt 0,2 mm über den Proglottidenrand nach außen; er

1) l. c. pag. 246.

Bei Taenia filicollis sind die Dotterstöcke nach Zschokke ähnlich gebildet und gelagert wie bei Taenia longicollis, während sie bei Taenia Salmonis umblae mehrere verschlungene Röhrenwindungen bilden sollen, was wohl eine Verwechslung mit der zu einem Receptaculum seminis erweiterten Vagina ist.

In der Lagerung und Form der Dotterstöcke weichen die Fischtänien weit von denen der Säugetiere ab und nähern sich dem Typus von Calliobothrium, Monorygma, Anthobothrium, Tetrabothrium, Orygmatobothrium und Echeneibothrium, also den Diesing'schen Paramecocotyleen einerseits und dem vieler Trematoden andererseits.

Die Schalendrüse wird von einer rundlichen, am Hinterrande der Proglottide gelegenen Drüsengruppe gebildet; die einzelnen Drüsen liegen .entfernt von einander im Parenchym, sind einzellig, und haben einen großen, fast achromatischen Kern mit Kernkörperchen. Die Zellen sind 0,023 mm breit, ihr Kern 0,015 mm, ihre Ausführungsgänge sind lang (Fig. 4 u. 7 *m*) und führen in das Ootyp. Dieses liegt im Centrum der Schalendrüse (Fig. 4 u. 7 *o*) und ist sehr merkwürdig gebildet; es ist eiförmig, 0,034 mm lang und 0,026 mm breit und von einem Pol zum andern mit hier zusammenlaufenden, scharf koutourierten Fasern überzogen, die elastischer Natur zu sein scheinen.

Die Vagina mündet gemeinschaftlich mit dem Cirrus in einen flach-trichterförmigen Geschlechtssinus (Fig. 7 *l*) und geht flach-bogenförmig verlaufend nach innen und hinten in der Richtung auf das Ootyp zu; an diesem tritt sie vorbei und bildet dicht hinter der Schalendrüse als 0,026 mm breiter Kanal mehrere schlingenförmige Windungen, erweitert sich dann zu einem 0,091 mm breiten, mit deutlicher Ringmuskulatur versehenen Kanal, der auch vielfach gewunden verläuft und nun von hinten in das Ootyp tritt (Fig. 4 u. 7 *n*), so daß man ihn als ein in eine gewundene Röhre aufgelöstes Receptaculum seminis auffassen kann; denn als solches funktioniert er und ist mit Samen erfüllt.

Die Vagina in ihrem bogenförmigen Verlauf ist komplizierter gebaut, denn sie besteht aus vier Schichten; zu äußerst liegt eine aus Drüsen bestehende (Fig. 13 *ds*), dann folgt eine Tunica propria externa, hierauf eine starke Radiärmuskelschicht, dann eine Tunica propria interna, und über der T. pr. ext. verläuft eine Spiralmuskellage (Fig. 13).

Nach GRIMM [1]) entspringt die Vagina bei Taenia sagitta in der Mitte des Uterus und ist so breit, daß die Eier (!) sie leicht passieren können, dasselbe gilt von Taenia ambigua; ZSCHOKKE aber giebt an, daß die Vagina bei Taenia filicollis in ein großes, längliches Receptaculum seminis führt, bei Taenia Salmonis umblae aber in ein kleines, kugelförmiges.

Der Uterus erfüllt bei reifen Proglottiden fast deren ganzen Raum; er macht, von der Fläche gesehen, nach jeder Seite drei große, rundliche Ausbuchtungen (Fig. 7 a, dunkel gezeichnet); eine Oeffnung nach außen fehlt.

Bei Taenia sagitta ist der Uterus nach GRIMM [2]) ein central in der Längsachse der Proglottide verlaufendes, seitlich unregelmäßig ausgebuchtetes, auch verzweigtes Organ, bei Taenia ambigua ein Rohr mit feinen, faserigen Wandungen, das mehrere Schlingen bildet.

ZSCHOKKE beschreibt das „Ovaire" bei Taenia ocellata als eine verästelte Röhre in der Mitte jeder Proglottide, ebenso bei Taenia longicollis, wo sie verästelt ist, während sie bei Taenia filicollis nach hinten in eine Schlinge übergeht.

Die noch unreifen Eier (Fig. 8) sind 0,0156—0,0196 mm groß, sie enthalten eine Keim- (Fig. 8, 1) und mehrere Dotterzellen (Fig. 8, 4); in ersterem bemerkt man außer dem großen Kerne (2) noch einen Körper (3), der mit VAN BENEDEN's corps lenticulaire identisch zu sein scheint.

Die Larve findet sich, ähnlich wie die von Triaenophorus nodulosus, encystiert in der Leber derselben Fische, welche die erwachsene Tänie in ihrem Darm beherbergen. v. SIEBOLD spricht zwar von Wanderungen und Verirrungen von Taenia longicollis und ocellata, welche außer im Darmkanal verschiedener Salmonen und Percoïden auch in der Leber derselben Fische mit gegliedertem, aber geschlechtslosem Leibe encystiert angetroffen würden; dieses Vorkommen darf aber wohl als das normale angesehen werden, wie auch ZSCHOKKE angiebt, die Larve von Taenia longicollis encystiert in der Leber von Salmo umbla gefunden zu haben; sie war 1,5 mm lang und ohne Segmentation.

Auch diese Entwickelung weicht von der der Tänien der Warmblüter ab und gleicht der vieler Paramecocotylen.

---

1) l. c. pag. 246.
2) l. c. pag. 242.

Leuckart [1]) fand eine Cestodenlarve in Cyclops, von der er vermutet, daß sie zur Taenia torulosa gehört.

Da mir eine Larve von Taenia longicollis nicht zur Verfügung stand, habe ich eine solche von Triaenophorus nodulosus, die auch als Plerocercoïd zu bezeichnen ist, untersucht; sie findet sich encystiert in der Leber von Perca, Gasterosteus, Esox u. s. w., ist oft sehr lang, aber erheblich schmäler als der geschlechtsreife Cestode. Die Cutis ist in feine Härchen aufgelöst (Fig. 15 *et*), unter ihr liegt eine Ring- (*rm*), dann eine Längsmuskellage (*lm*), dann folgt eine dicke Hypodermis (*r*) und hierauf eine noch weit mächtigere Parenchymschicht; in der schmalen Centralschicht sieht man 2 Nervenstämme (*d*) und 10 stark geschlängelte Gefäße neben vielen Kernen, von welchen ersteren je eins außerhalb der Nerven verläuft und hier und da Ausläufer nach außen sendet (*c*); von Geschlechtsorganen findet man in den sehr großen Larven noch keine Spur.

1) Die Parasiten des Menschen, 2. Aufl., I, pag. 827, Fig. 339.

Litteratur.

Diesing, Systema helminthum I. Vindobonae 1850, pag. 512 — 513.

v. Siebold, Band- und Blasenwürmer. Leipzig 1854, pag. 43.

Diesing, Denkschr. d. k. k. Akad. Wien XII, 1856, pag. 35, Tab. VI, Fig. 15—21. (Taenia macrophalla.)

Cobbold, Transact. Linn. soc. XXII. London 1856, pag. 156, 169, Tab. XXXI, Fig. 1. (Taenia filicollis.)

Carus, Icones zootomicae. Leipzig 1857, Tab. VII, Fig. 13 u. 14. (Taenia ocellata und osculata.)

Wagener, Natuurk. Verhandel. XIII. Haarlem 1857, pag. 94, Tab. III, Fig. 16. (Taenia osculata.)

van Beneden, Mémoire sur les vers intestinaux. Paris 1861, pag. 162—163, 371, Tab. XII, Fig. 1—3. (Taenia torulosa.)

Grimm, Nachrichten der Göttinger Gesellsch. d. Wissensch. 1872, pag. 240—246. (Taenia sagittata und ambigua.)

v. Linstow, Archiv f. Naturgesch. 1875, I, pag. 184.

Zschokke, Recherches sur l'organisation et la distrib. zoolog. des vers paras. des poissons d'eau douce. Gand, Leipzig et Paris 1884, pag. 14—16. (Taenia ocellata, filicollis, Salmonis umblae, torulosa.)

Erklärung der Abbildungen.

(Tafel XXV.)

a Uterus.
b grofses Gefäfs.
c eins der kleineren Gefäfse.
d Nervenstrang.
e Dotterstock.
f Hoden.
g Samenblase.
h Gefäfs im Scolex.
i Cirrusbeutel.
k Vas efferens.
l Vagina.
m Schalendrüse.
n Receptaculum seminis.
o Ootyp.
p Keimstock.
r Hypodermis.
s Endblase der Gefäfse.
q Dottergang.
dsvm Dorsoventralmuskeln.
rm Ringmuskeln.
lm I u. II Längsmuskeln, äufsere und innere Schicht.
ctl Cuticula.
ct Cutis.
par Parenchym.
pr Prostata.
ds Drüsen.

Fig. 1—14. Taenia longicollis Rud.

1. Querschnitt durch die Saugnäpfe und das Gehirn.

2. Querschnitt durch die Ringkommissur, dicht hinter den Saugnäpfen, stärker vergrößert.

3. Querschnitt durch eine Proglottide.

4. Flächenschnitt durch Schalendrüse und Ootyp.

5. Querschnitt durch den Teil einer Proglottide, stark vergrößert.

6. Fläschenschnitt durch Cirrus, Cirrusbeutel und Vas efferens.

7. Schematischer Flächenschnitt durch eine Proglottide, welcher die relative Lage der Organe zeigen soll.

8. Unreifes Ei. 1. Keimzelle, 2. Kern derselben, 3. corps lenticulaire VAN BENEDEN's, 4. Dotterzelle.

9. Keimzellen.

10. Dotterzellen.

11. Flächenschnitt durch Parenchymzellen.

12. Ende der Proglottidenkette.

13. Längsschnitt durch die Vagina.

14. Ganglienzelle.

Fig. 15. Querschnitt durch die Larve von Triaenophorus nodulosus Rud.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 835

Fig. 7.

Fig. 8.

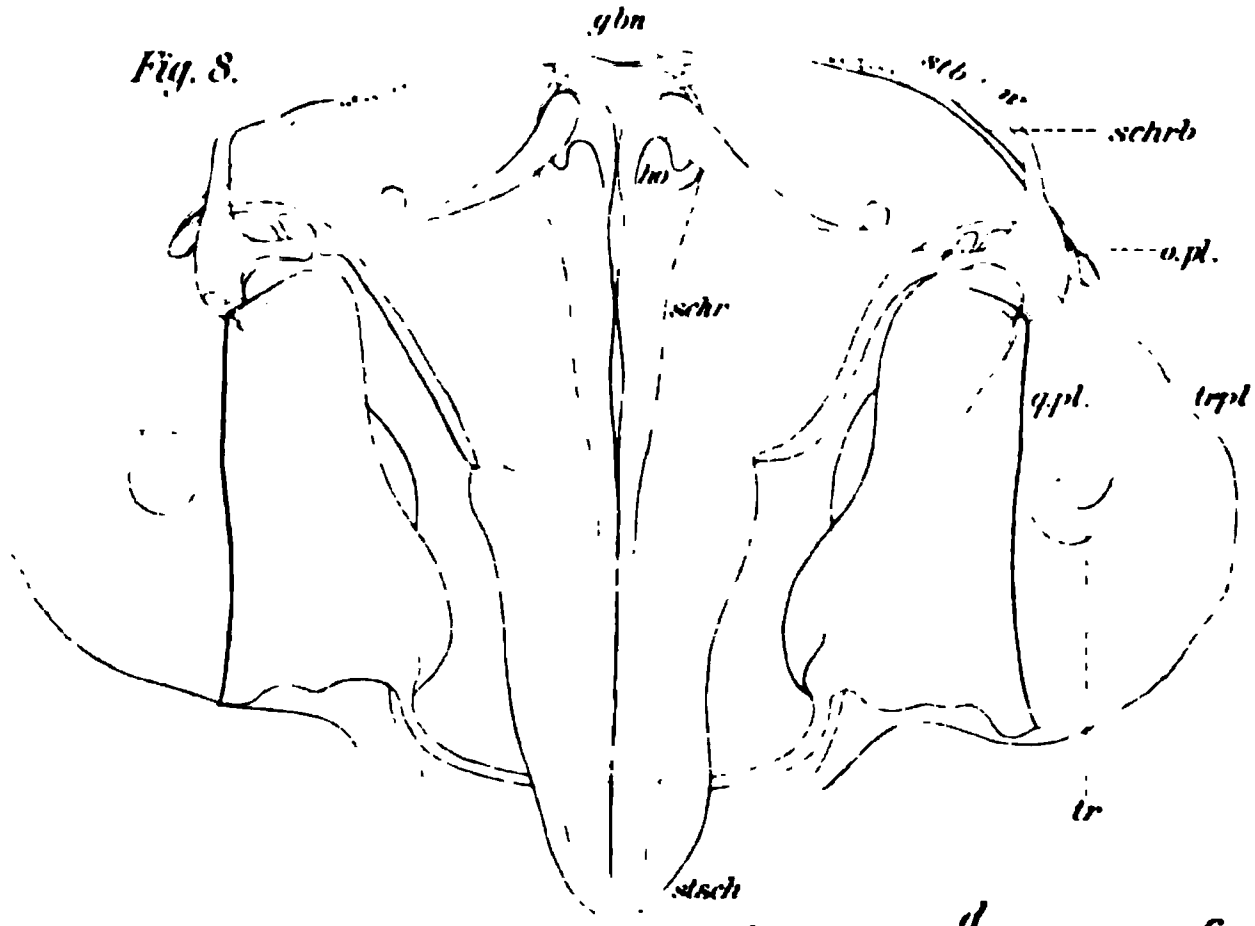


Fig. 6.

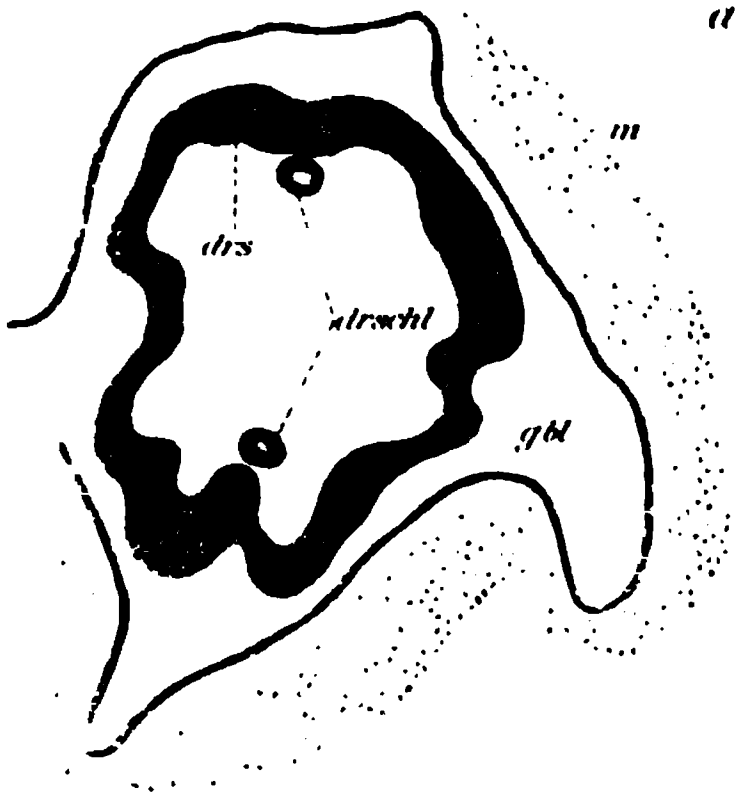


Fig. 12.

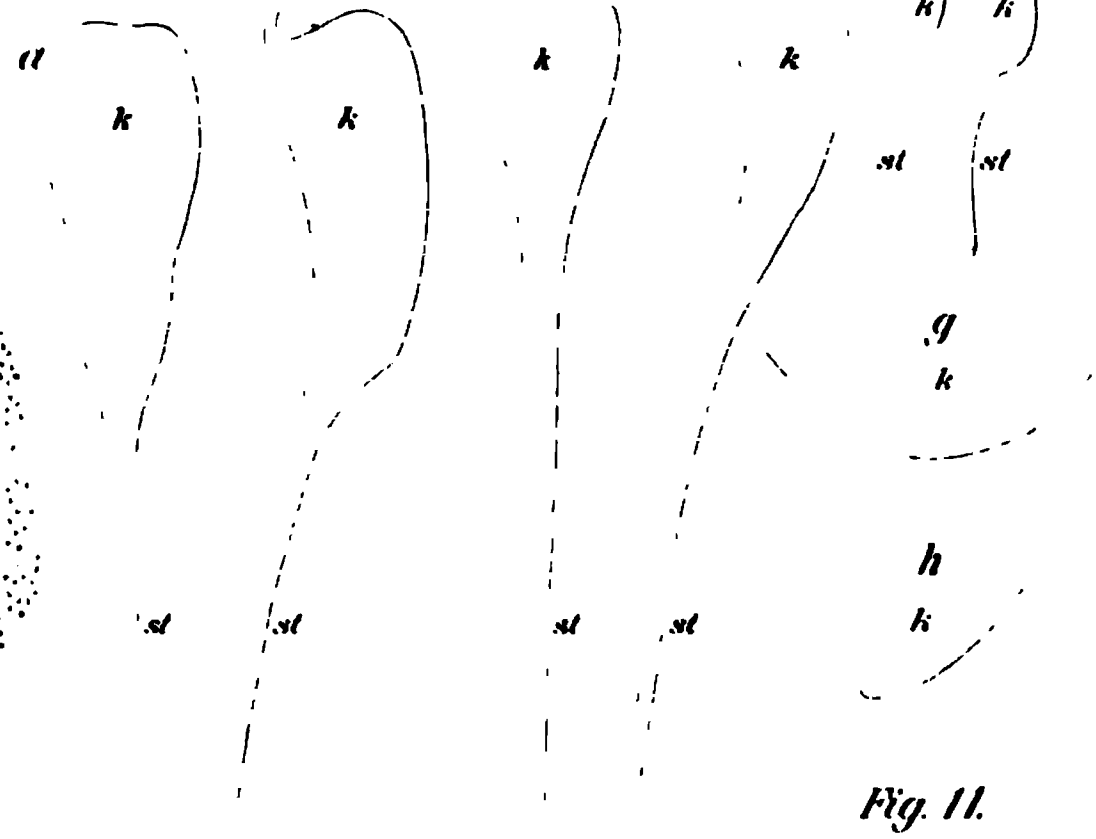


Fig. 11.

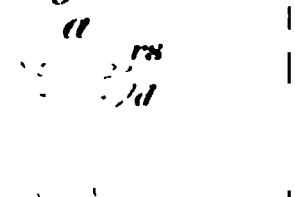


Fig. 10.

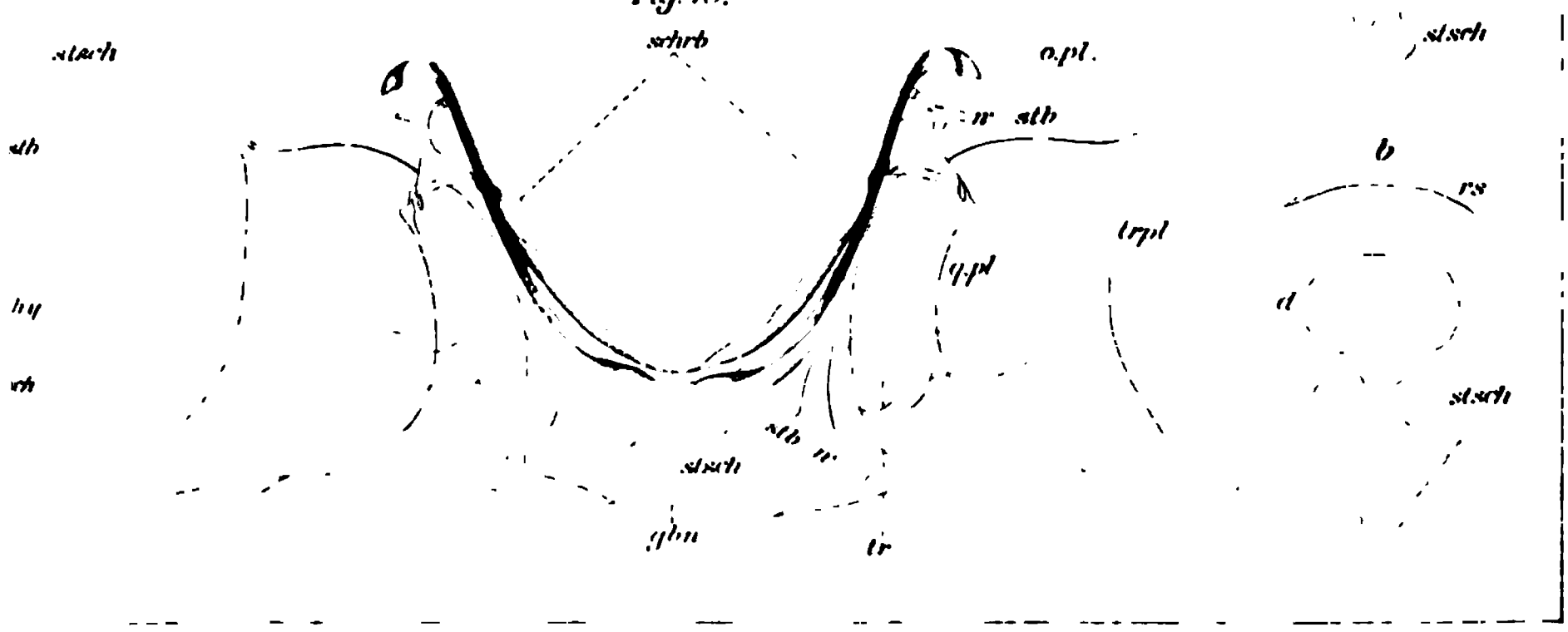
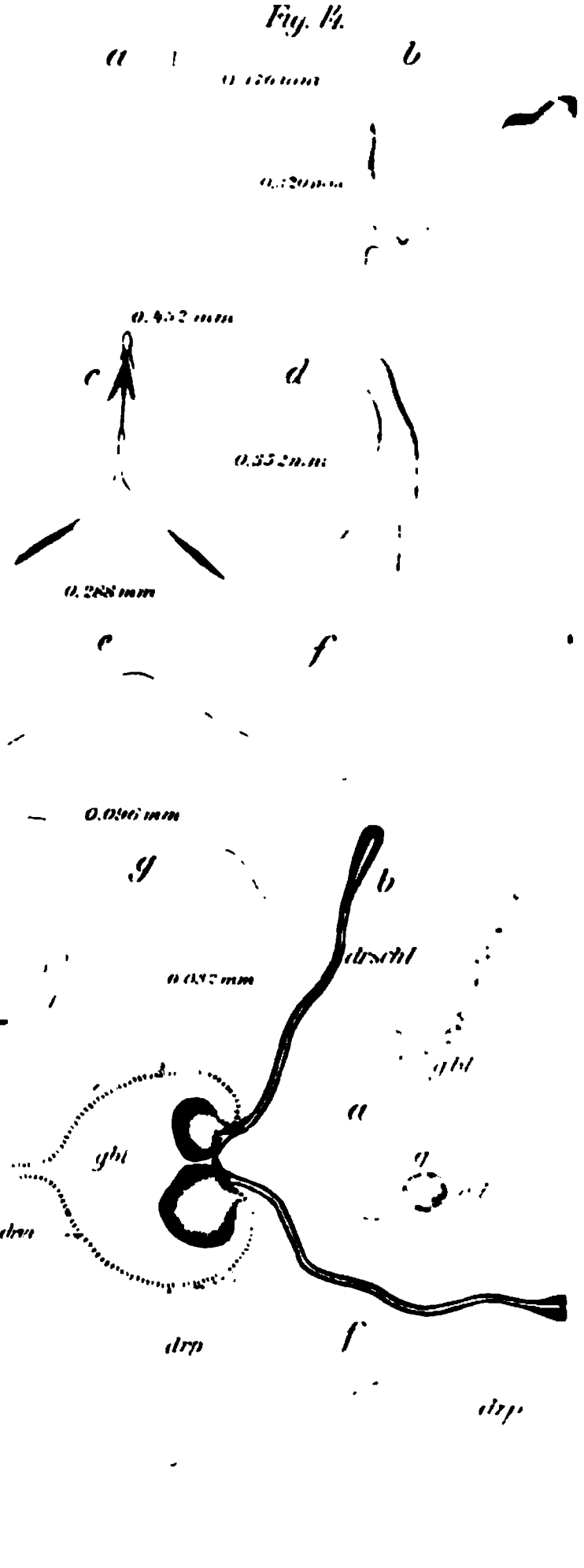
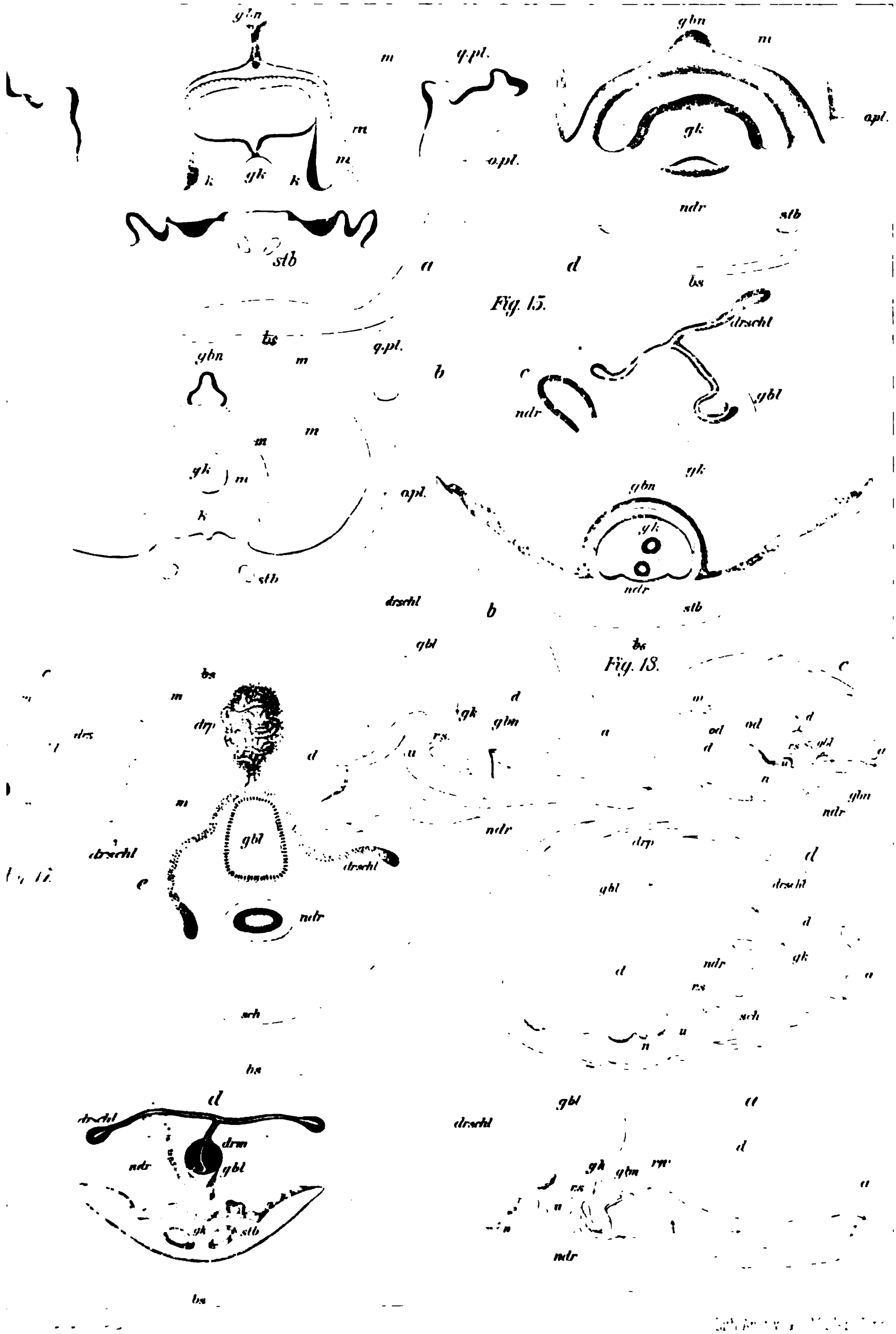


Fig. 13.

hbl
a
stb
2.16 mm
n
b
stb
2.16 mm
d
c
n
stb
stb
stb
n
stb
a
schrb
k
Fig. 16.
opl
schrb
b
stb
n
opl.
sch
opl.
stb n
k
schrb

Fig. 14.


a
b
0.432 mm
c
d
0.288 mm
e
f
0.096 mm
g
0.336 mm
b
drschl
0.432 mm
ghl
a
ghl
drn
drp
f
n stb
drp
drp
n stb
drschl
ghl


gbn
m
q.pl.
rm
m
k
gk
k
stb
a
d
apl.
ndr
stb
bs
drschl
gbl
b
c
ndr
gbn
gk
apl.
q.pl.
drschl
b
gbl
bs
Fig. 15.
Fig. 18.
c
bs
m
drq
d
gk
gbn
rs
u
ndr
gbl
drschl
e
ndr
d
m
gk
rm
sch
bs
drschl
gbl
drm
ndr
gk
stb
bs

1
9.
10.
11.
12
rk
13.
23.
30
31.
28
16
29.

11.

♂

RM

b

a

W

H

H

R

m

RS

Kdr

Lig

5.

7.

mz

iwz

m

G

G

LE

BT

b

Lg

H

LE

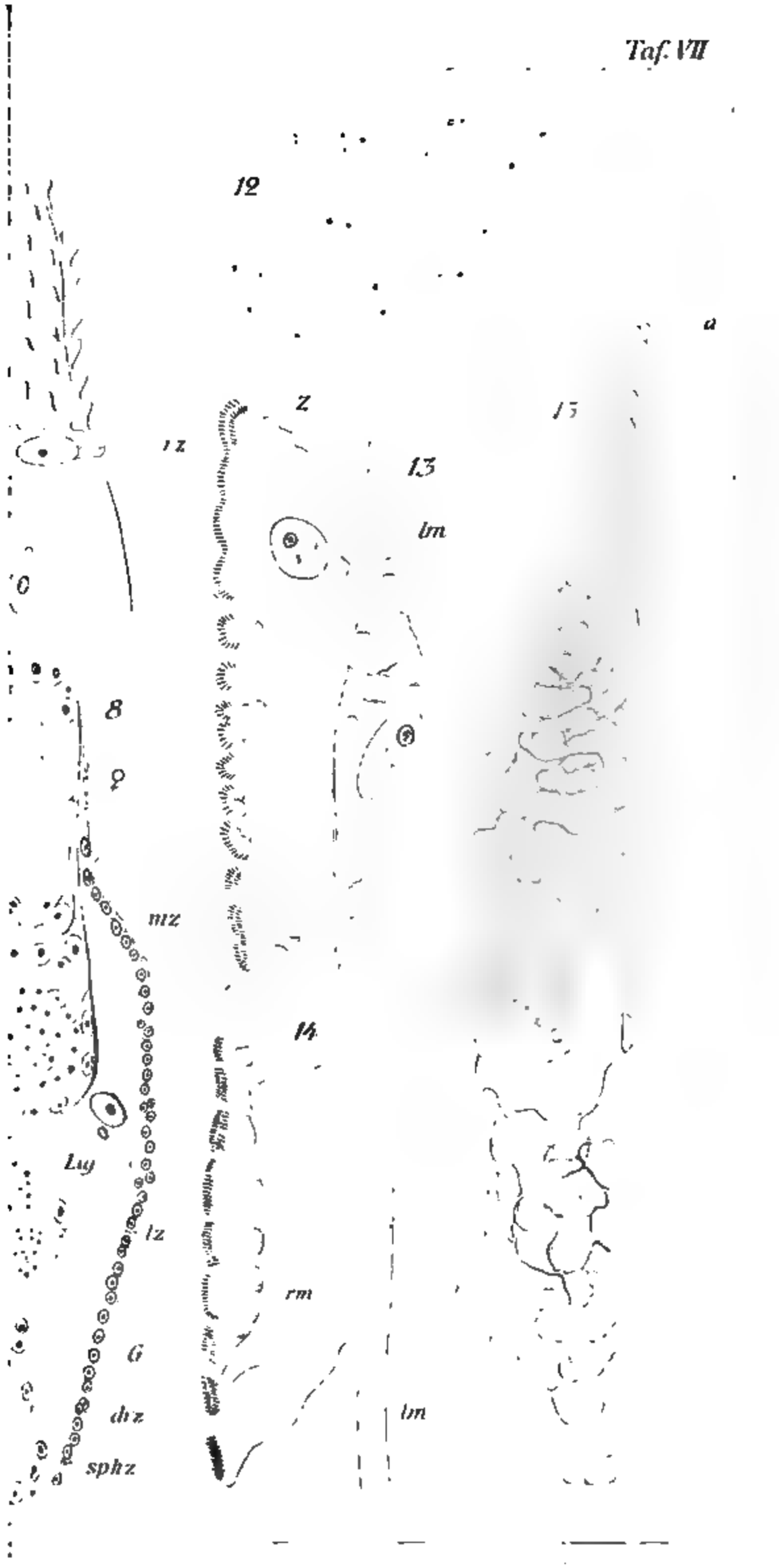
17

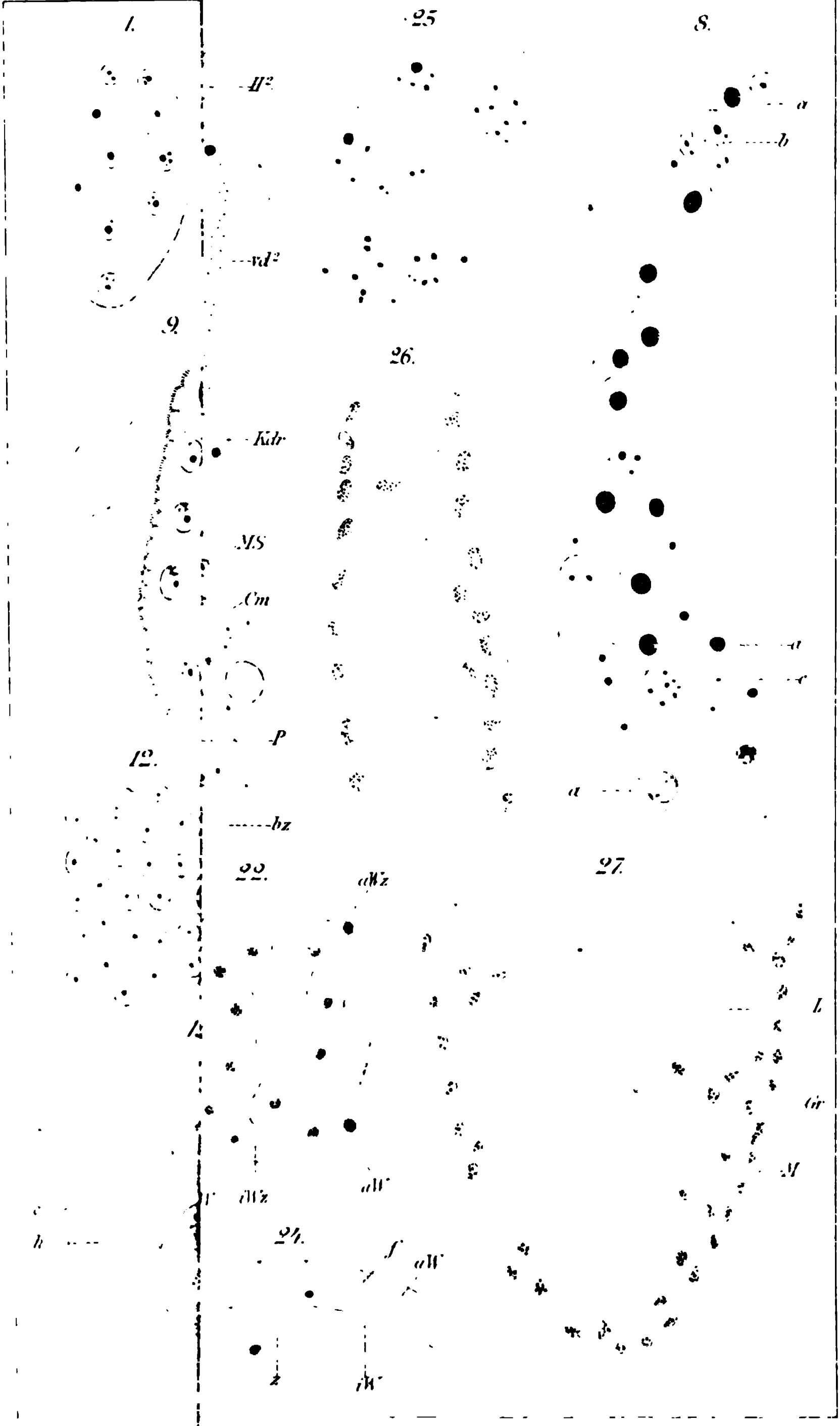
19.

Z

Z'

Taf. VII




1.
II²
vd²
9.
Kdr
VS
Cm
P
12.
bz
22.
25.
8.
a
b
26.
aKz
27.
a
L

4.

10.

lz

8.

rm

lm

9.

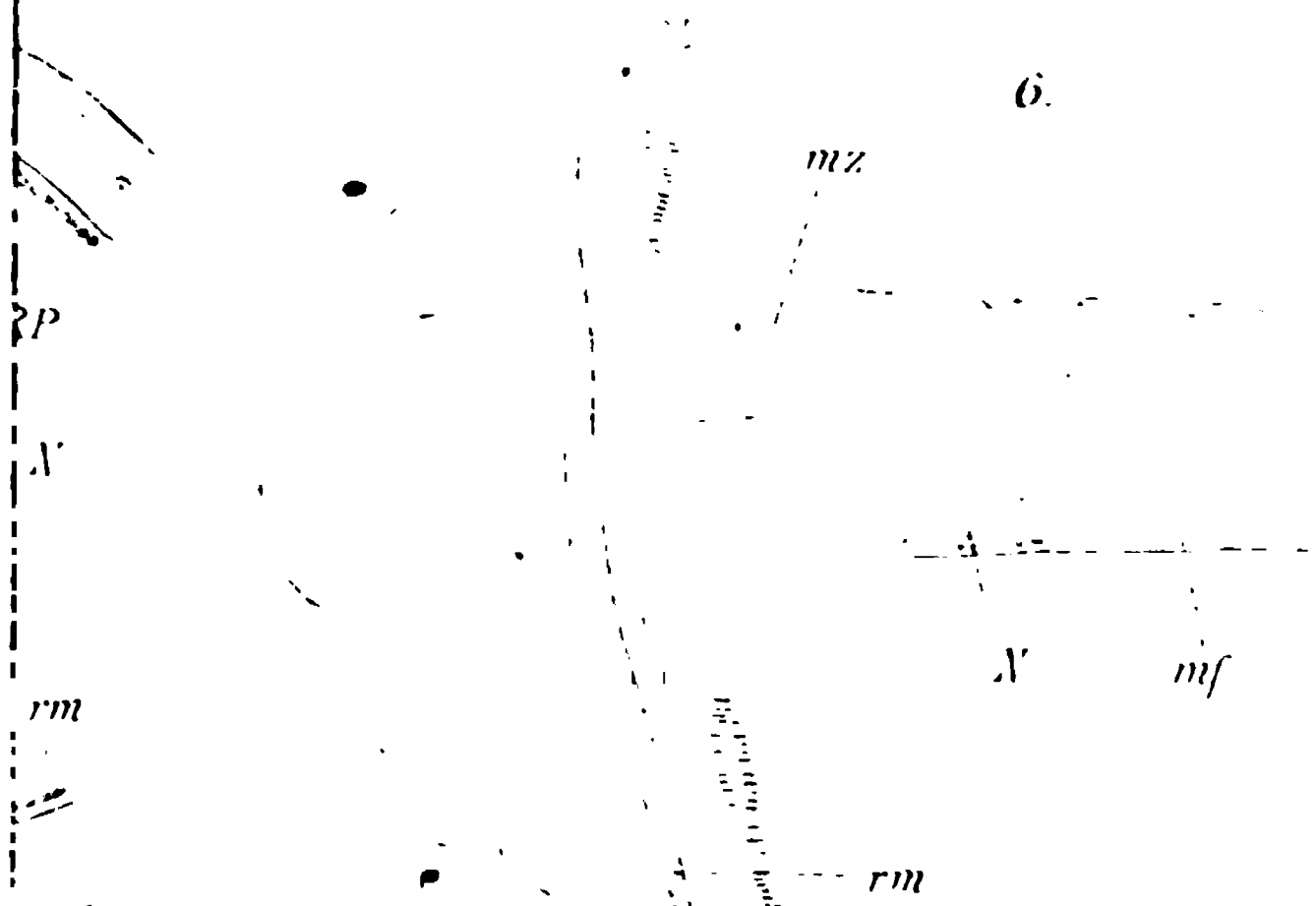
K

11.

12.

13.

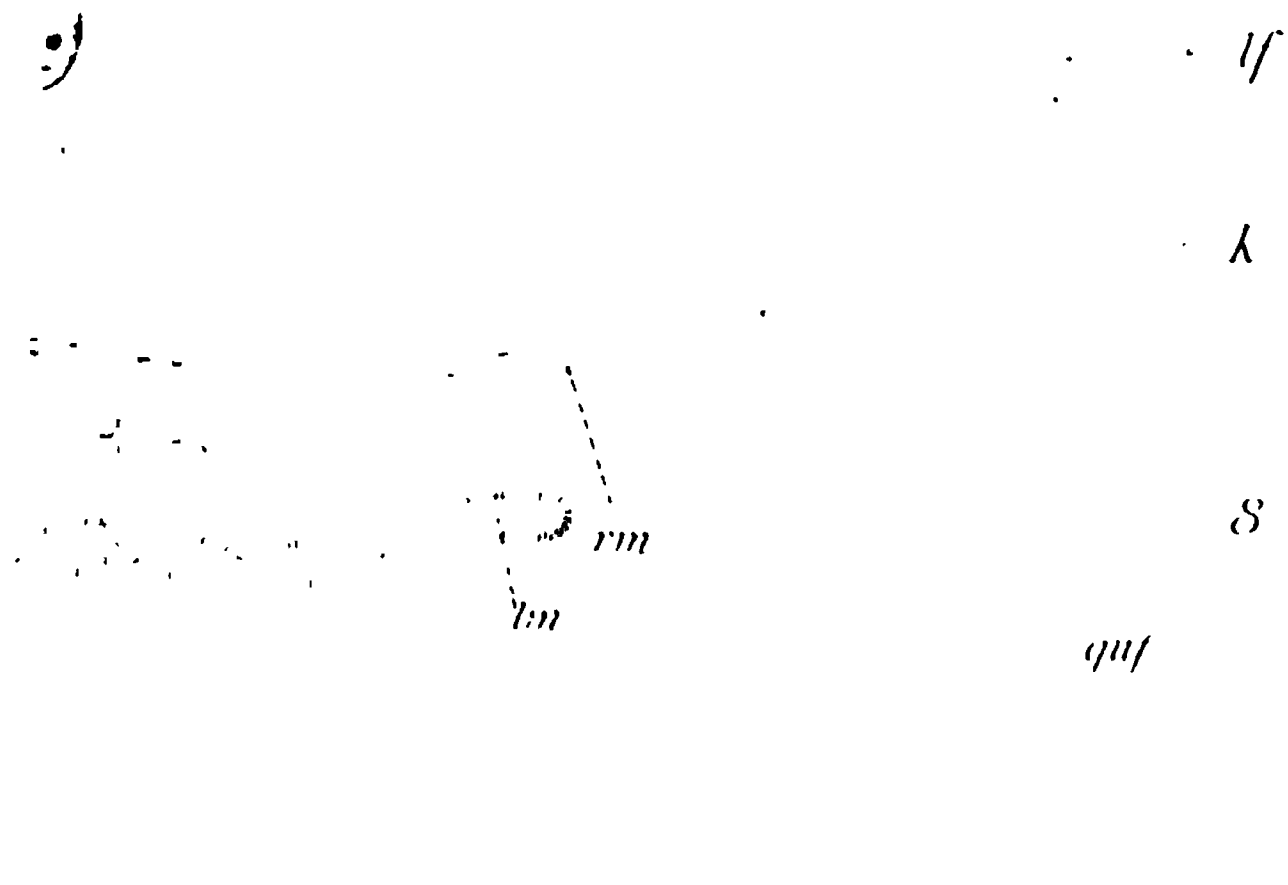
6.



12.

19.

17.



12
a
z
13
lm
8
9
mz
Lig
lz
G
drz
sphz
14
rm
lm

8.

17.

18.

11.

15.

20.

22.

6.

23.

19.

21.

38.

MR

39.

R

B

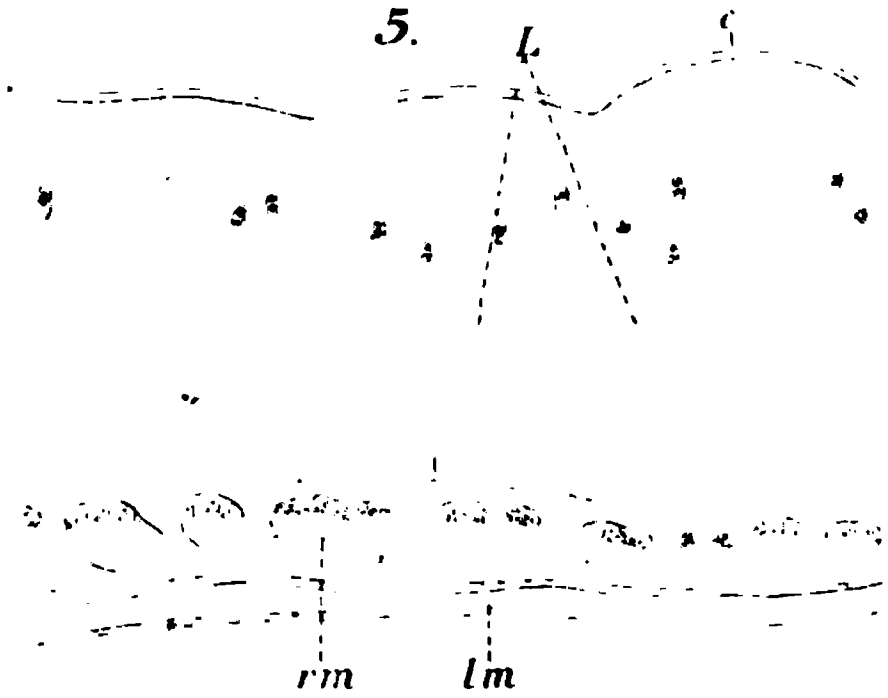
lm

RSch

H

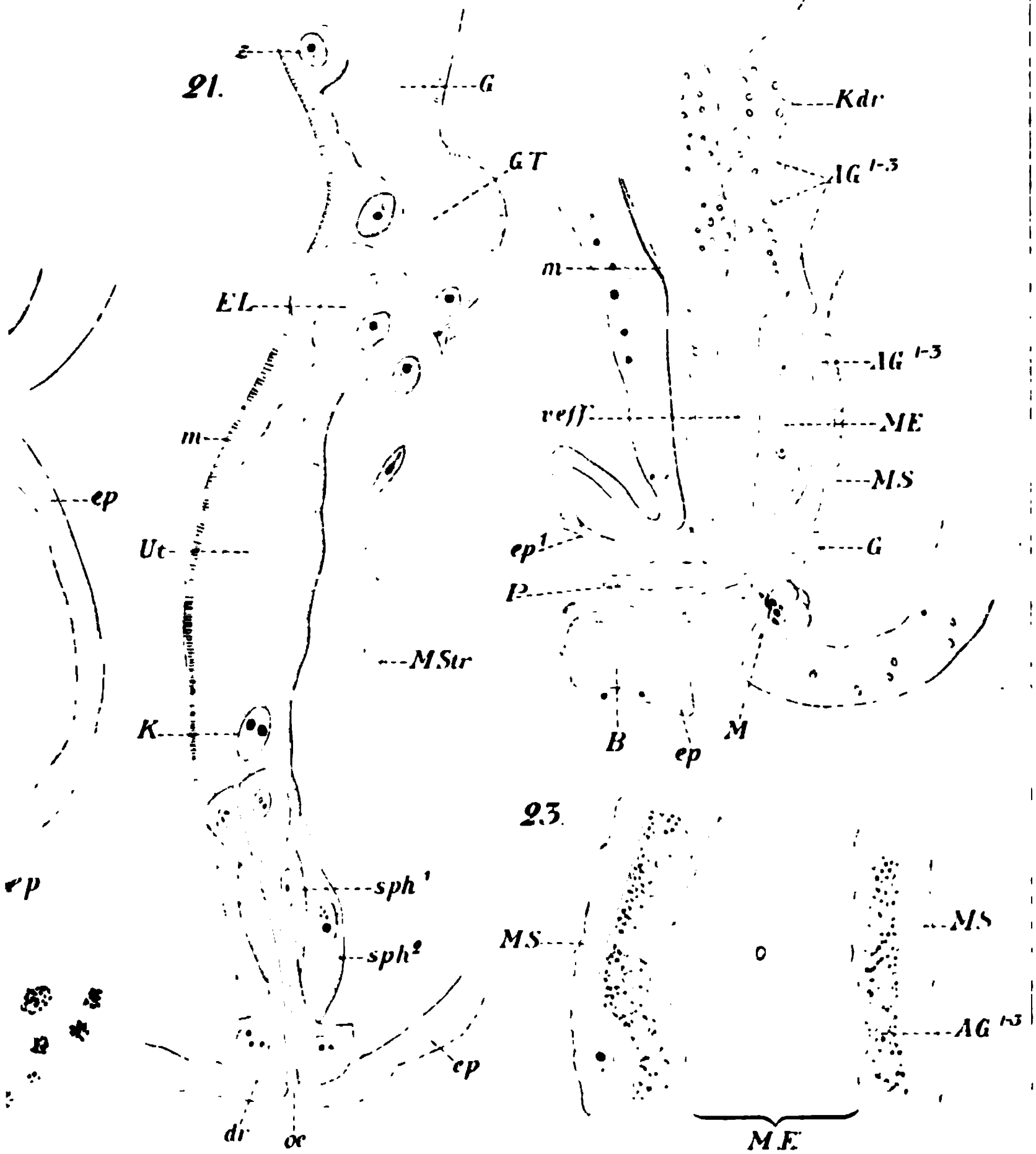
40.

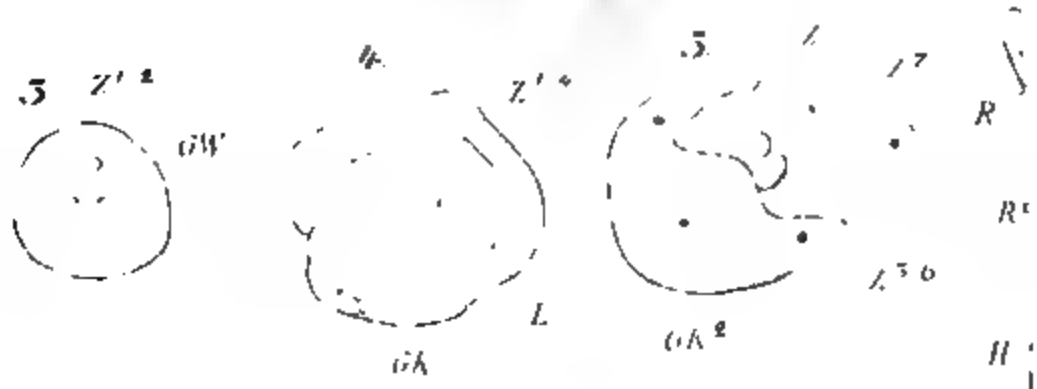
5.

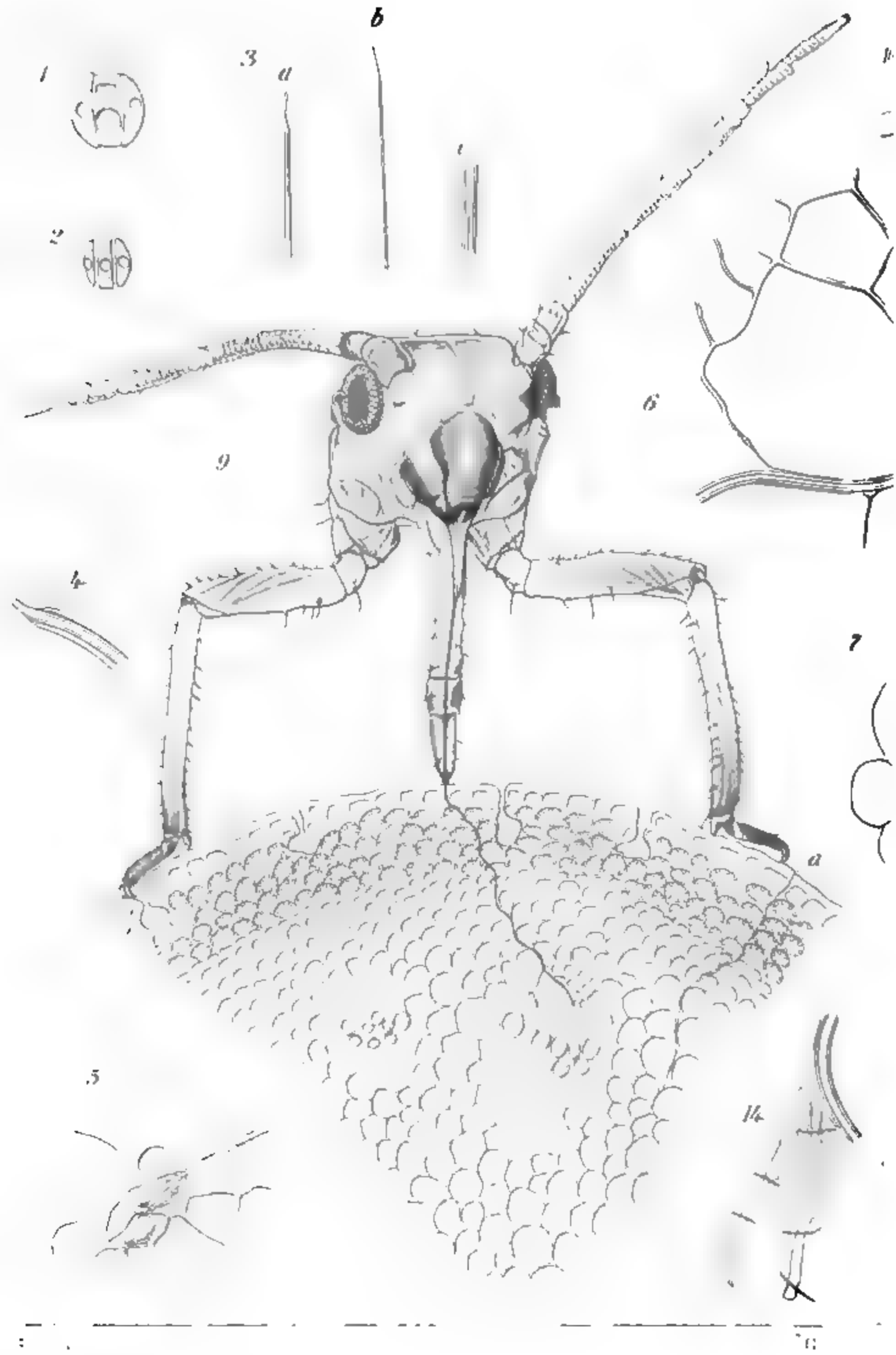

l
rm
lm

qq.

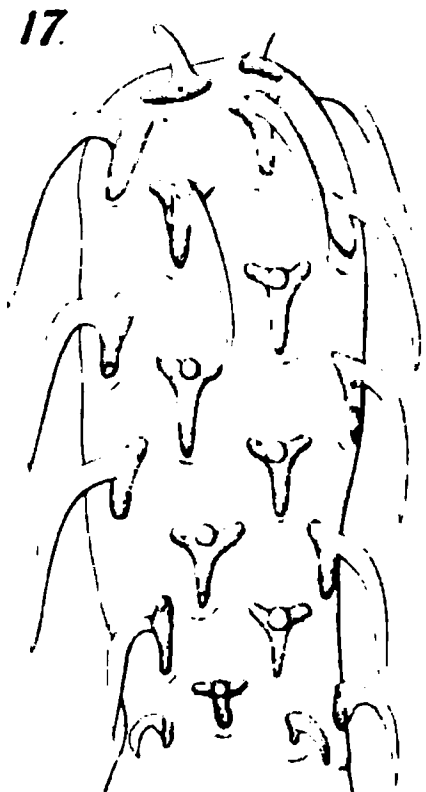
H'
L
vd'
H²
p
vd²


ql.
ε
G
GT
EL
m
ep
Ut
MStr
K
sph'
sph²
B
ep
di
oe
Kdr
IG 1-3
IG 1-3
refl
ME
MS
ep¹
G
P
B
ep
M
q3.
MS
MS
IG 1-3
M.E.

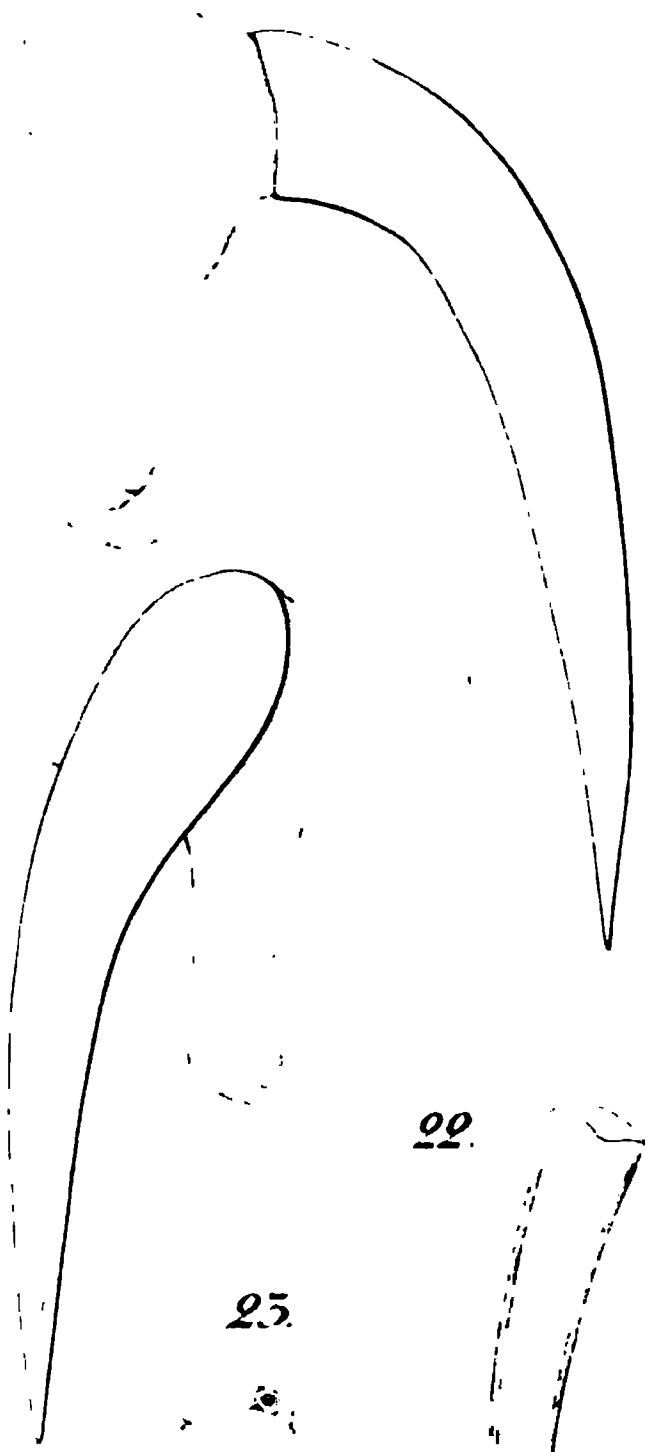



b
1
3
a
c
2
6
9
4
7
a
5
14

8.

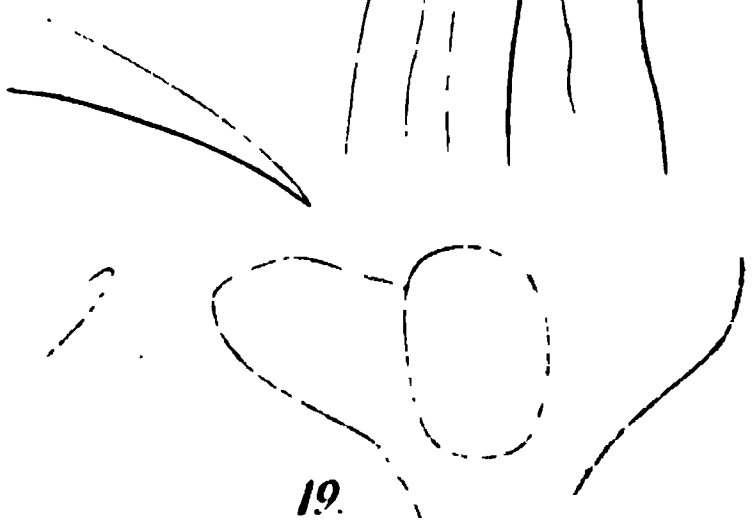


17.



18.

15.



20

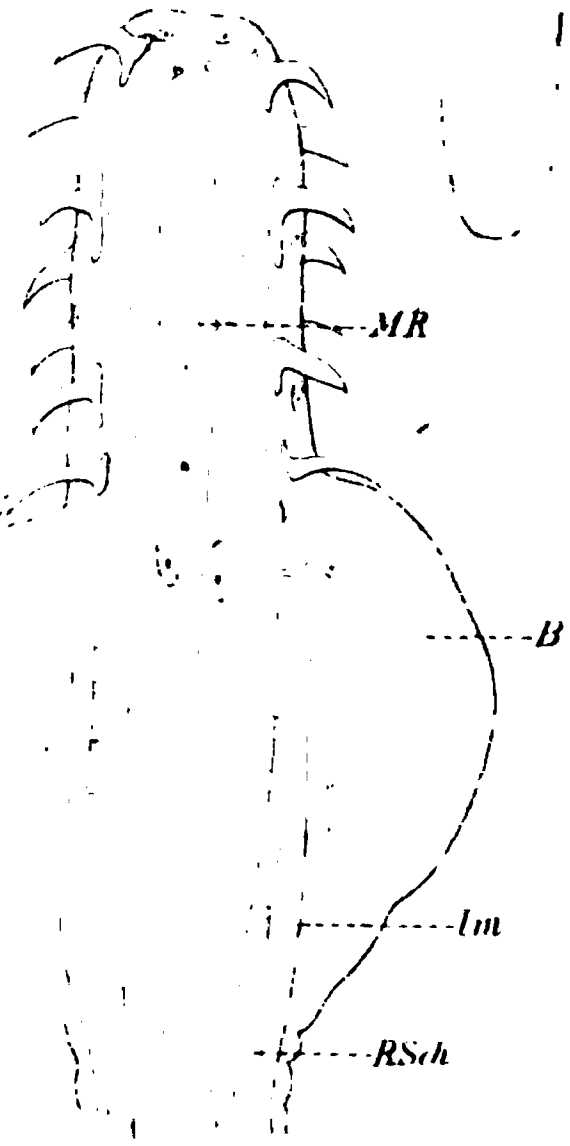
22.

23.

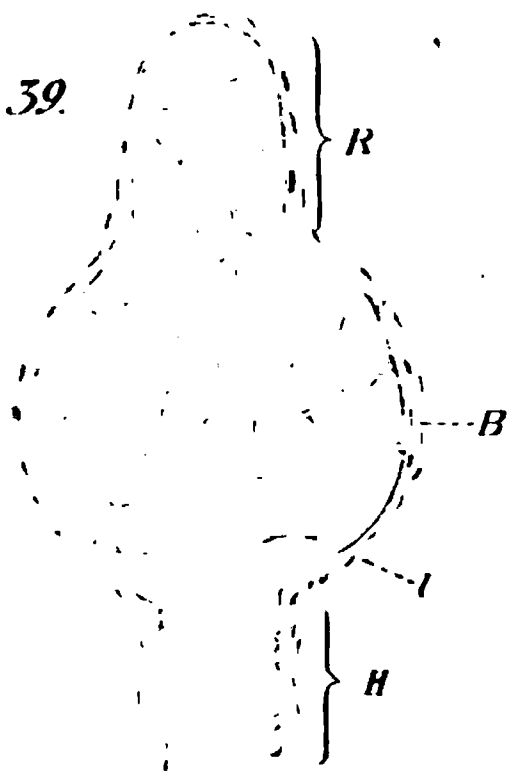
19.

21.

8.



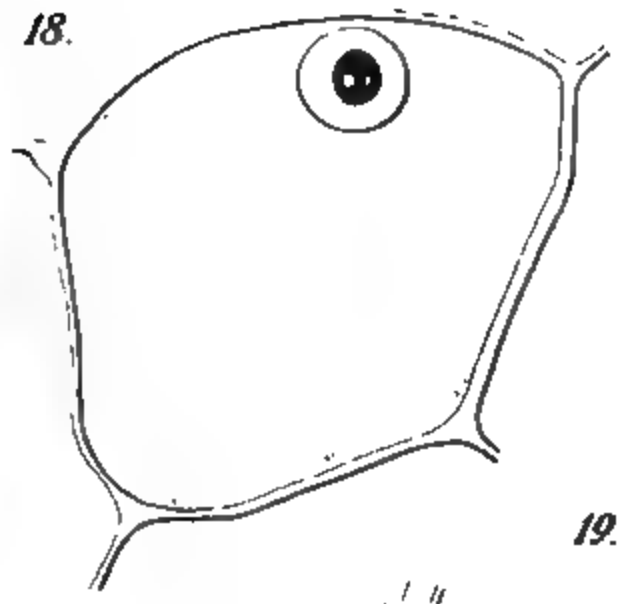
39.



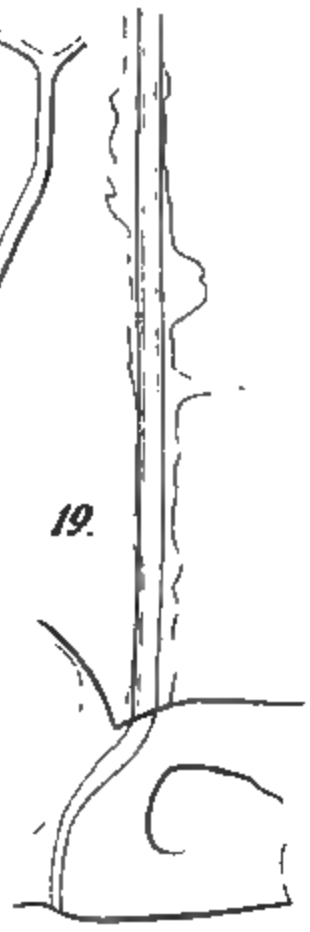
40.

17

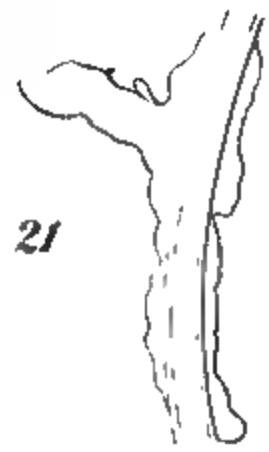
18.



19.

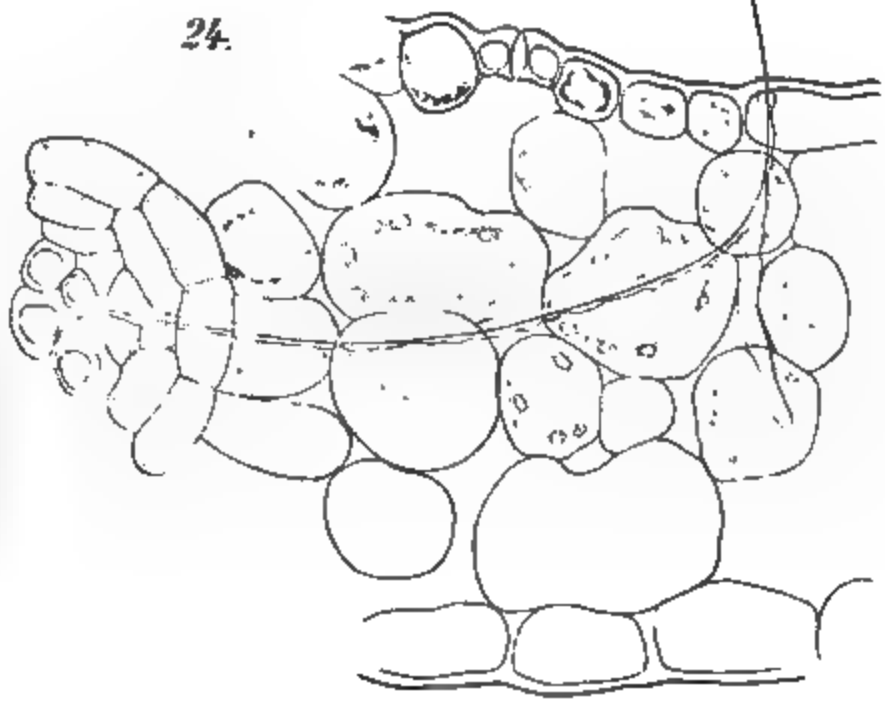


21

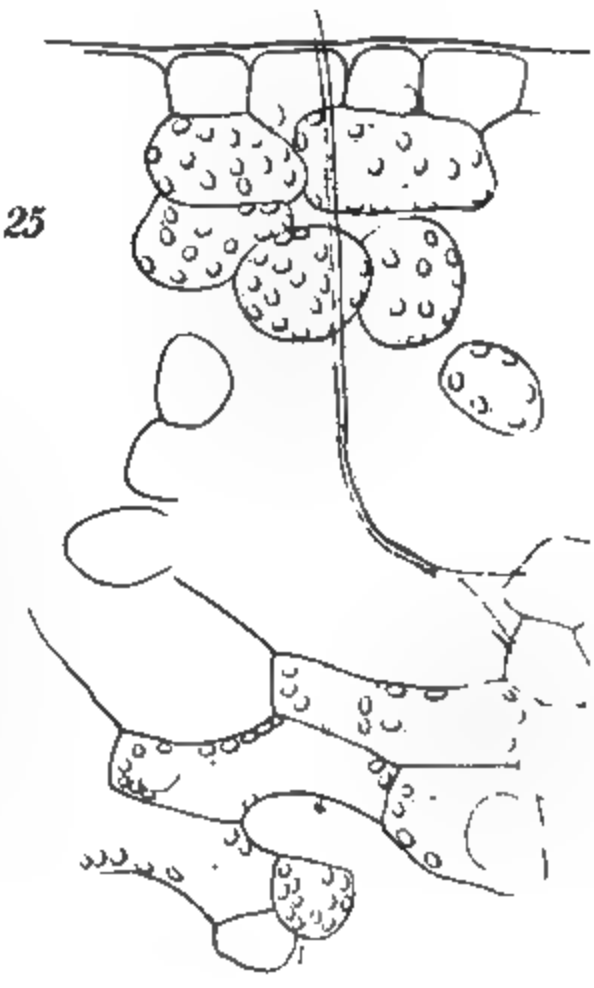


23.

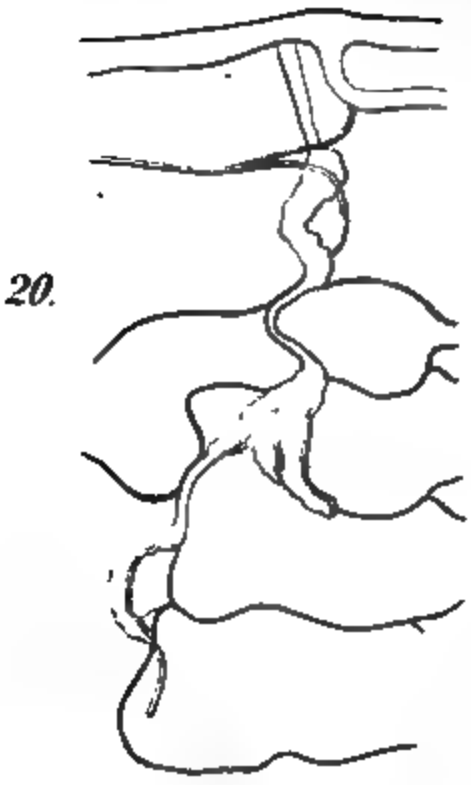
24.



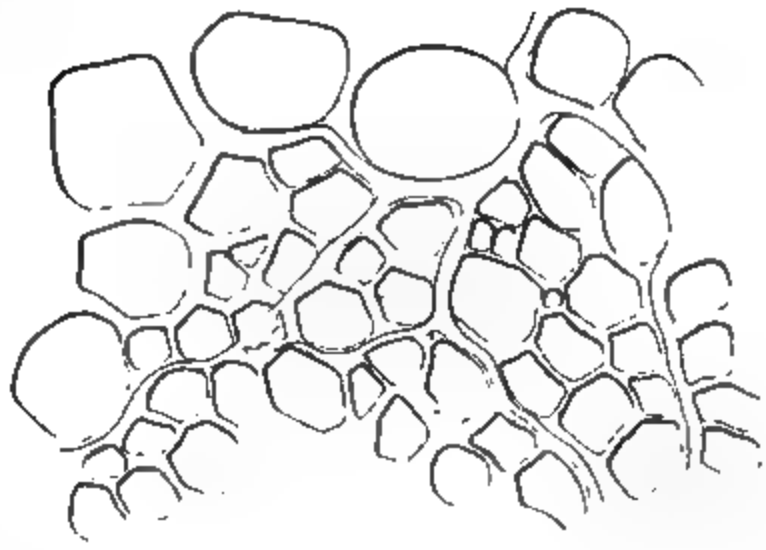
25



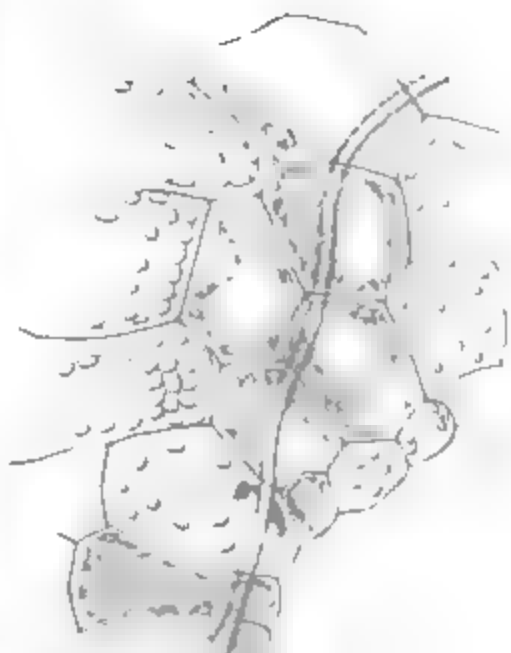
20.



22



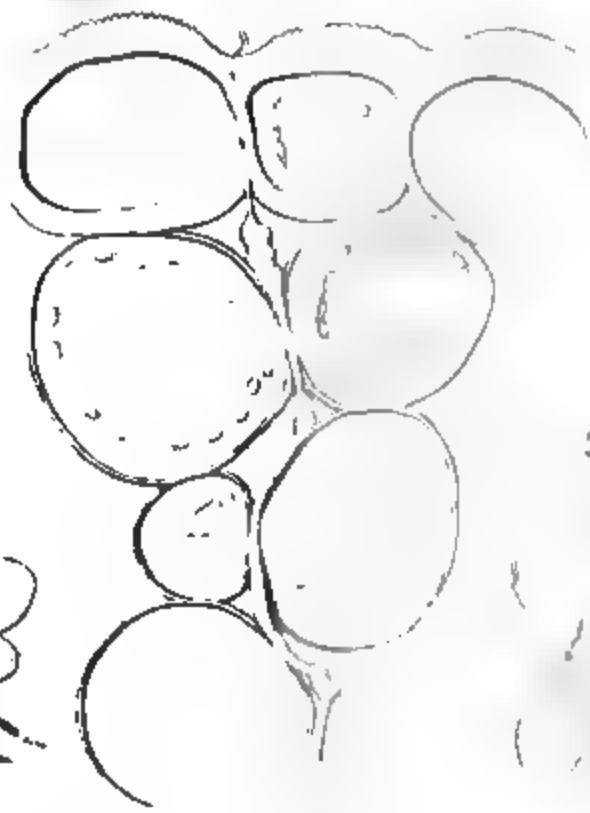
28

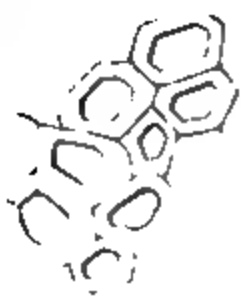


27

30

26





31.

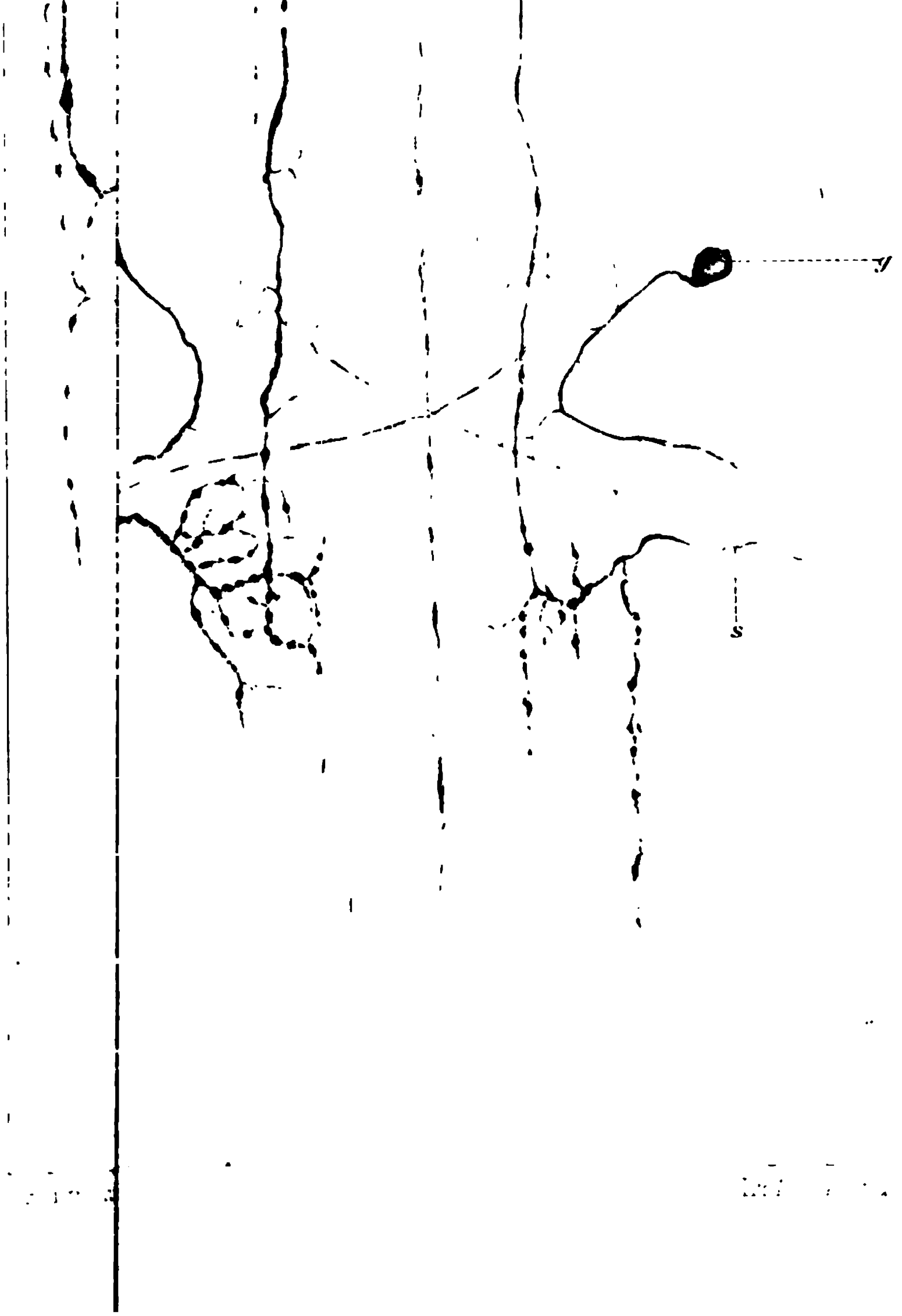
29

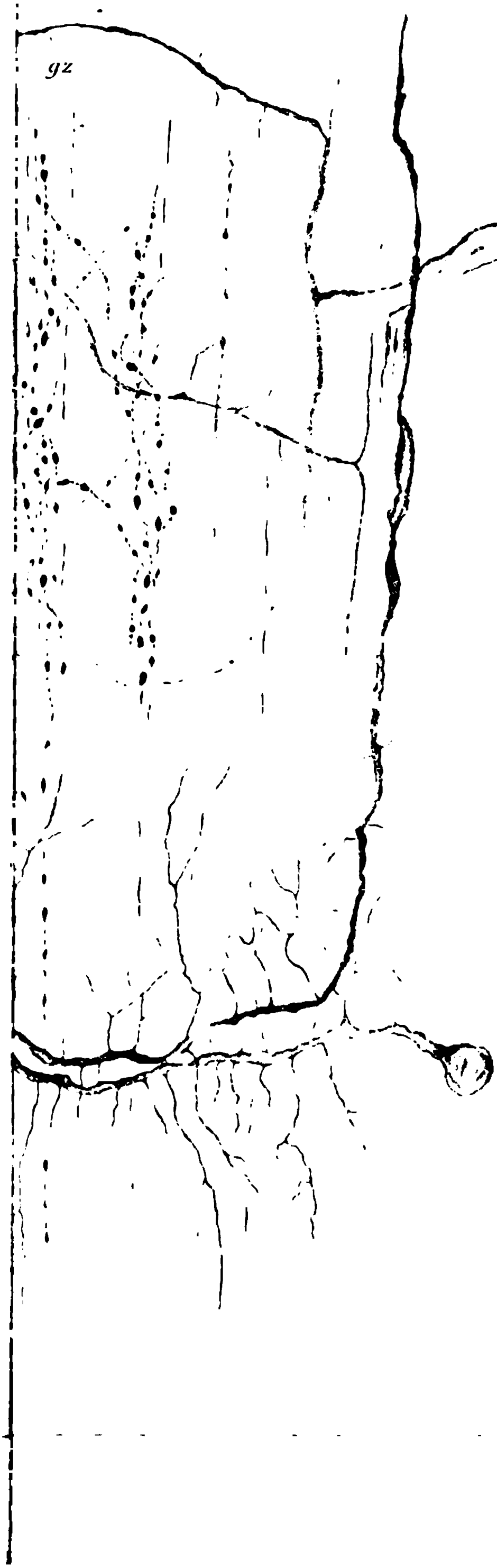
s
s
s
k'
k

b
k

6.

II.




gz
m

17.

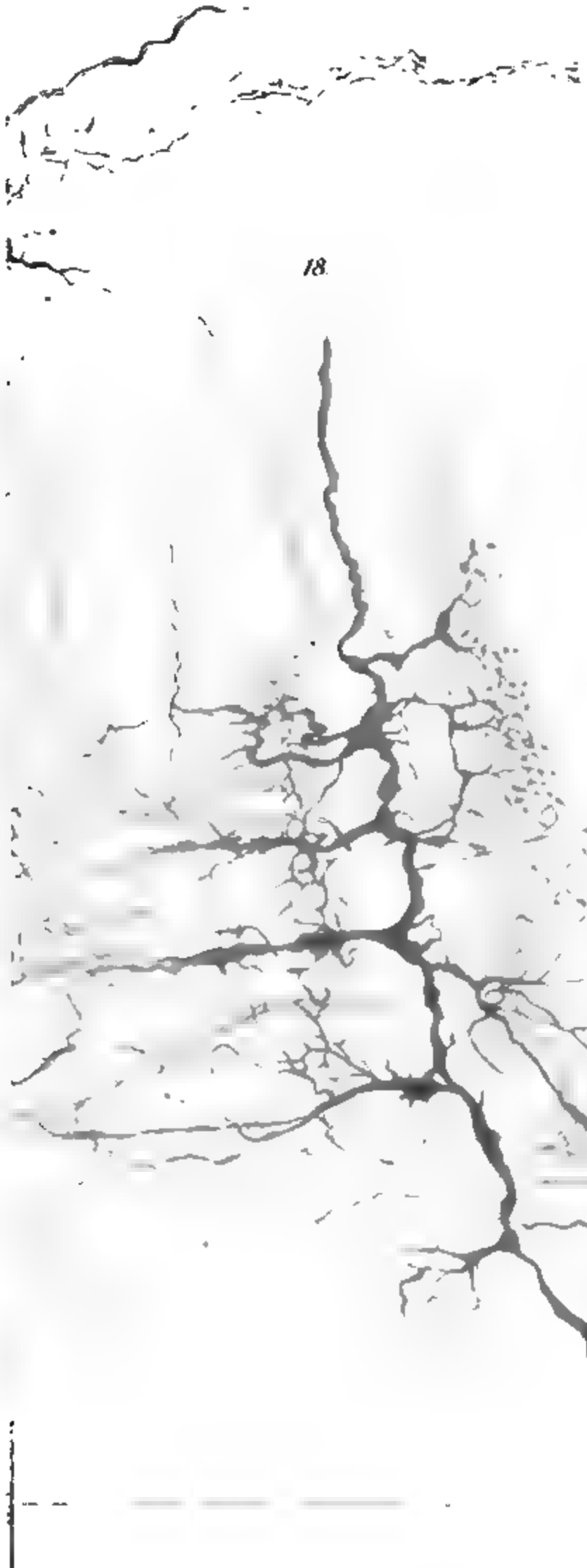

18

Fig. 1.

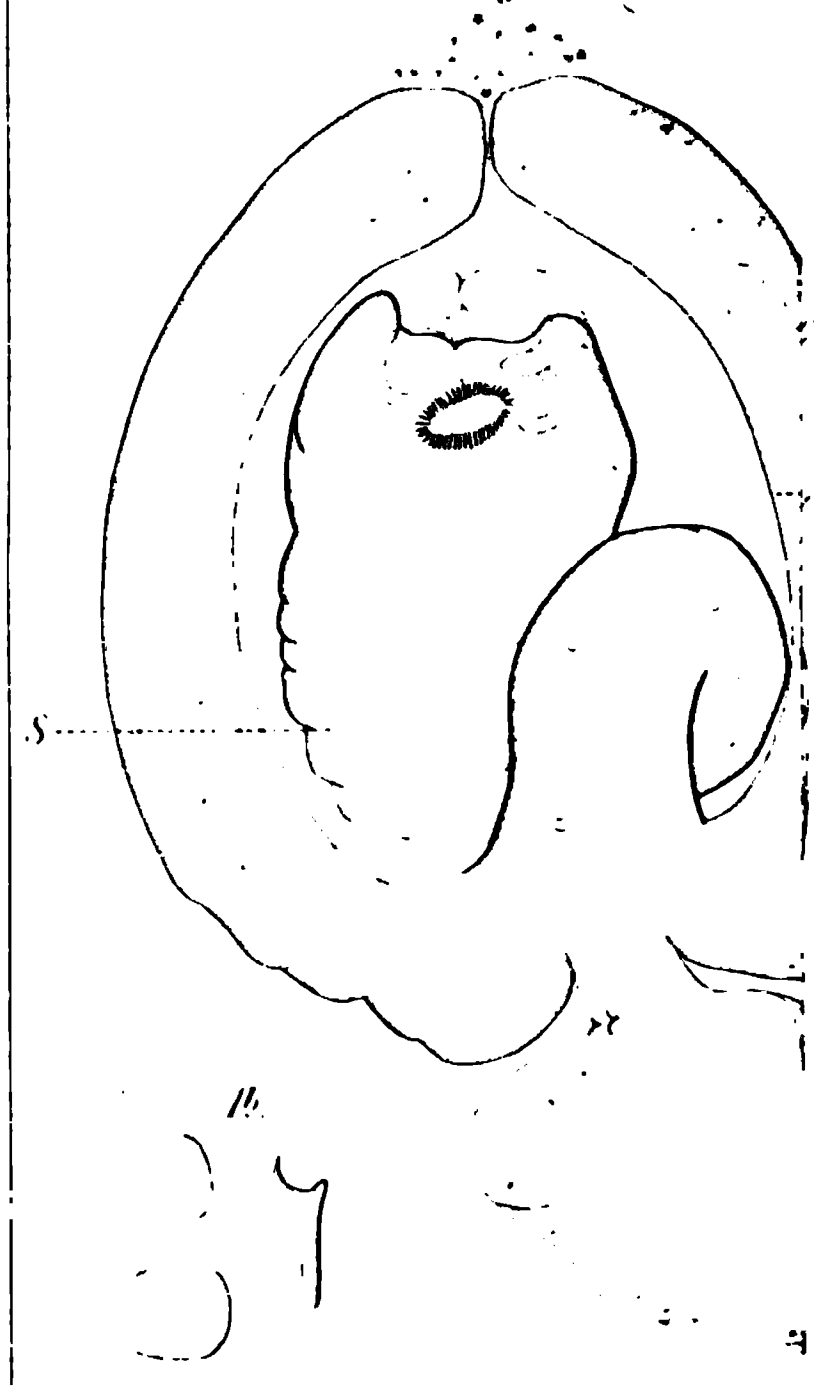


Fig. 4.

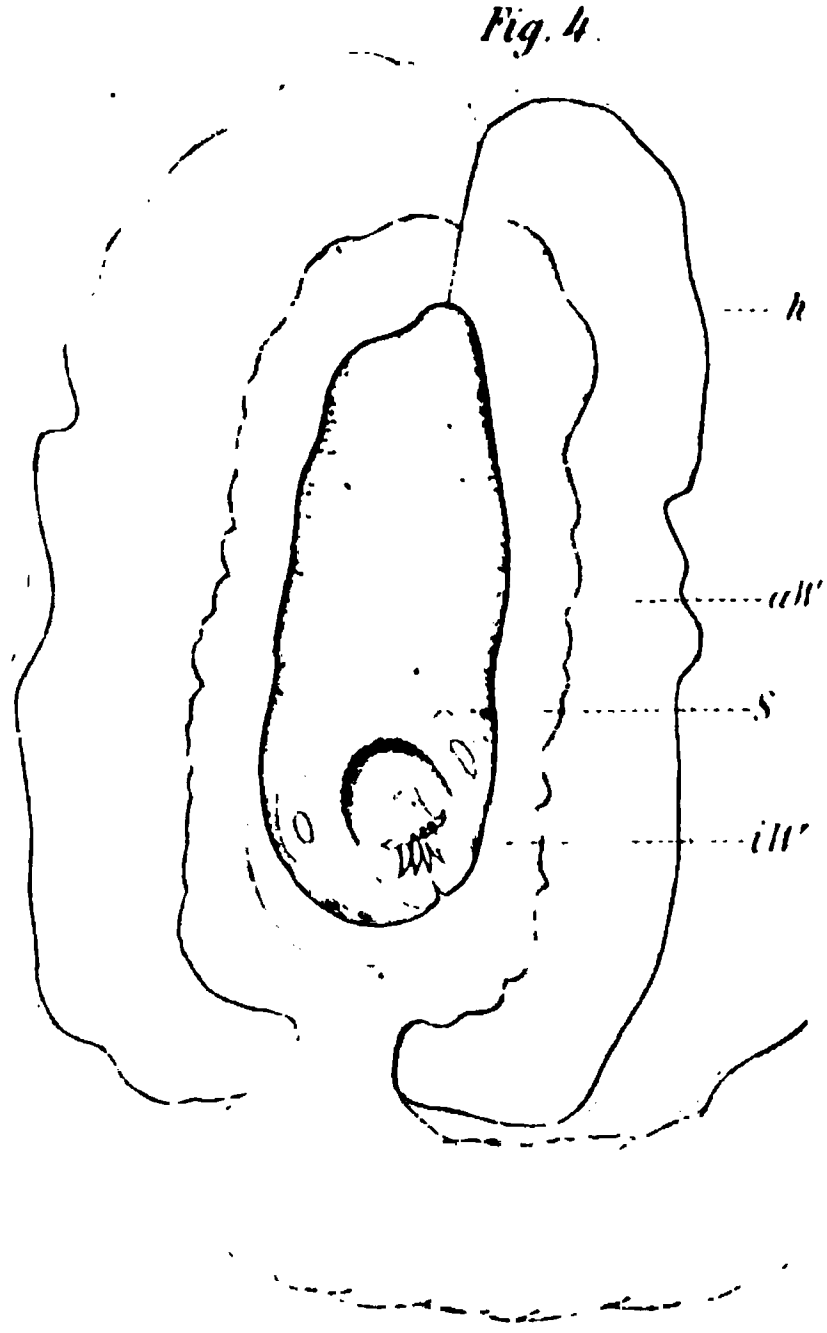


Fig. 5.

Fig. 15

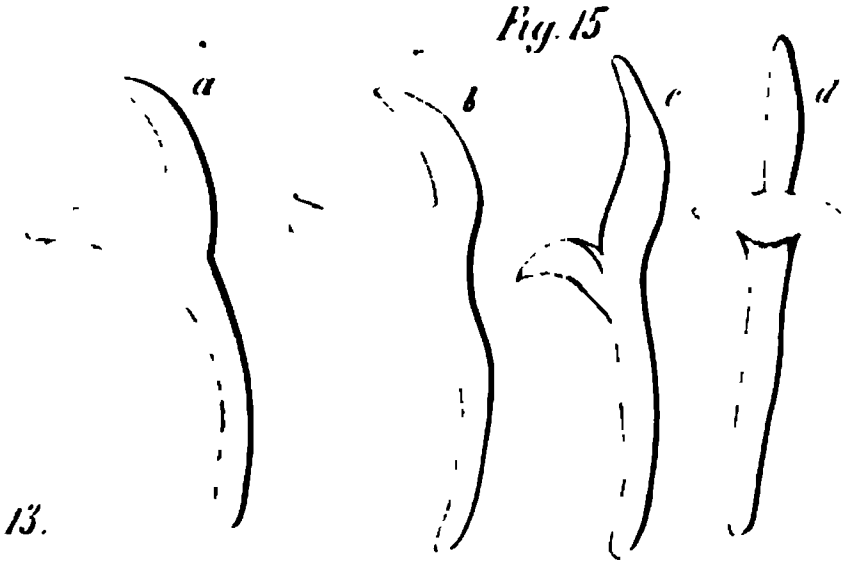


Fig. 7.

Fig. 13.

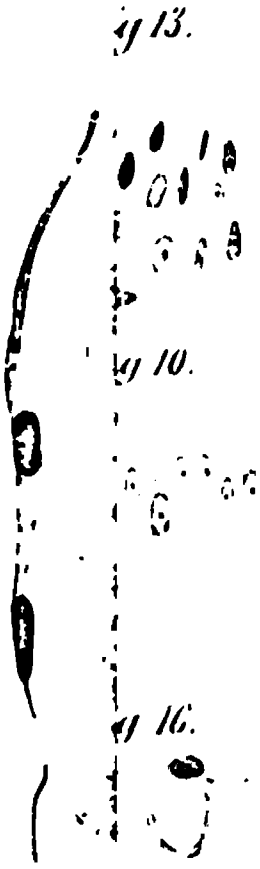
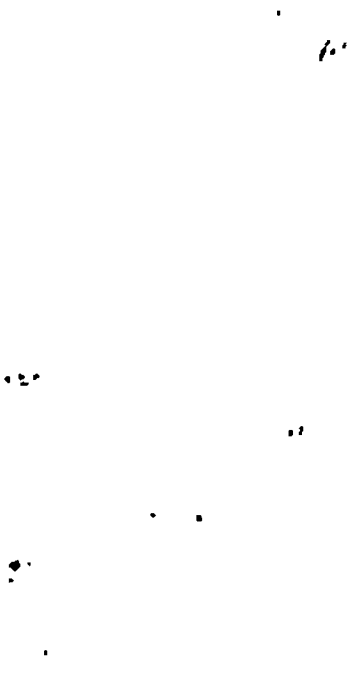
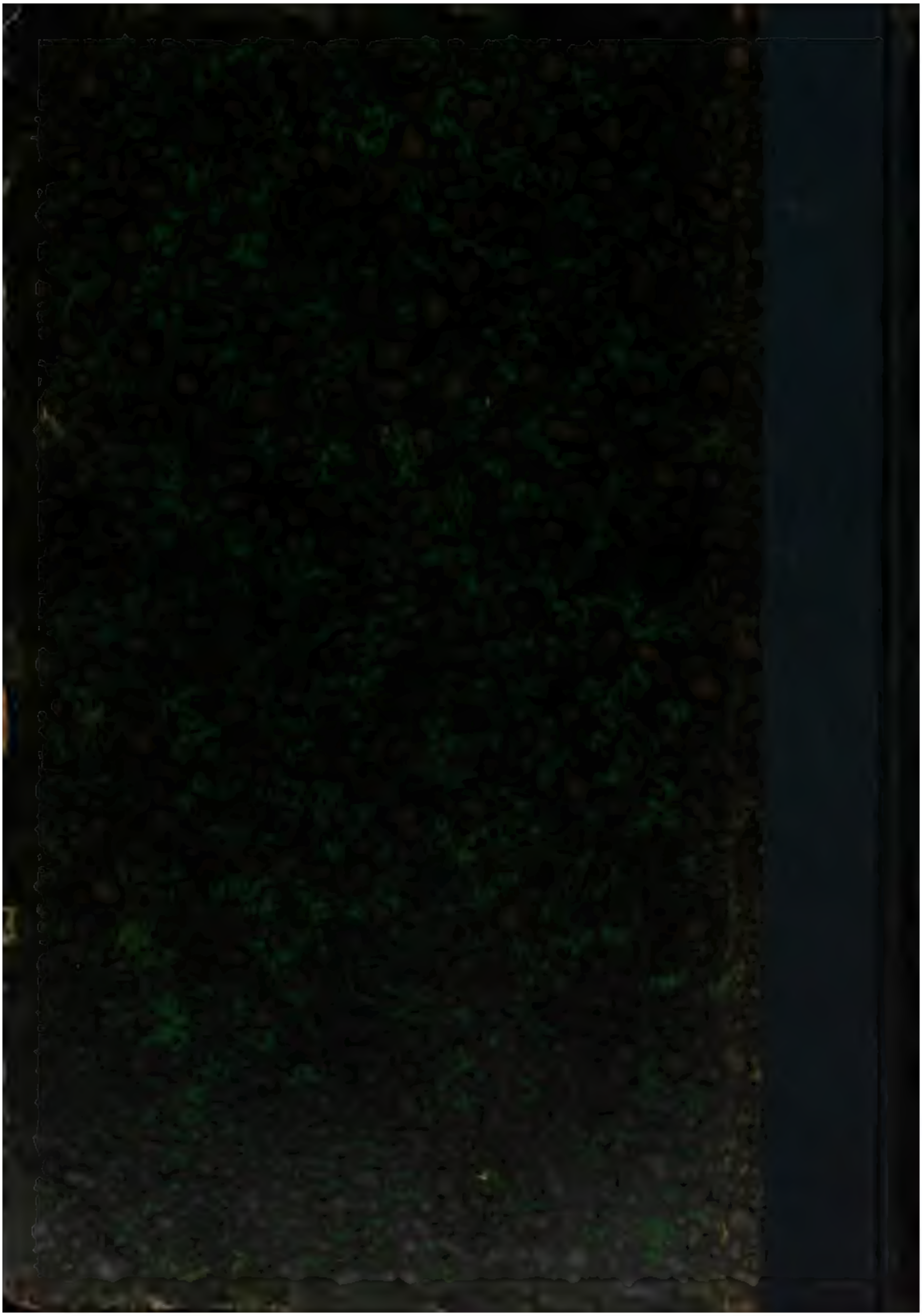



Fig. 17.